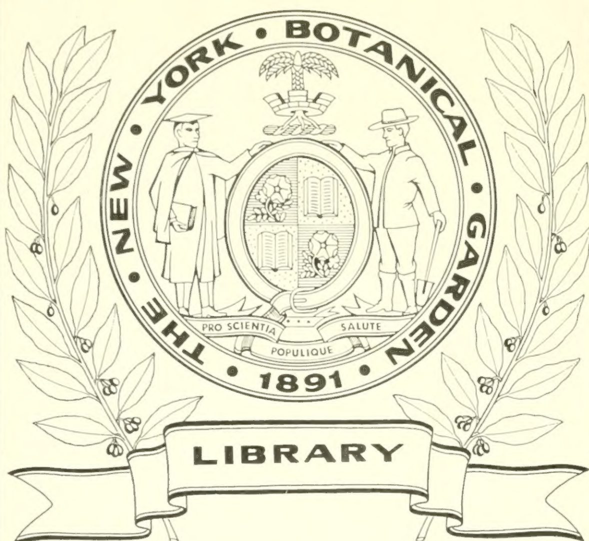
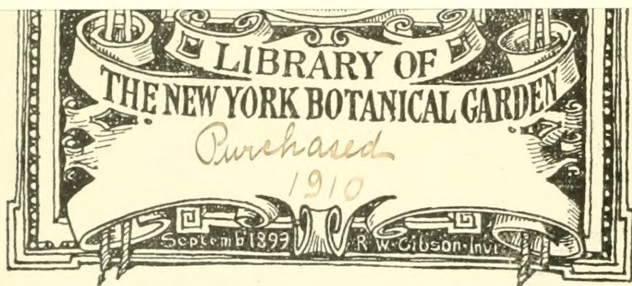
KERNDEELING EN SYNAPSIS BIJ SPINACIA OLERACEA L.

THEO J. STOMPS


THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
1891
LIBRARY


LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1910
Septemb 1899
R.W. Gibson. Inv.

KERNDEELING EN SYNAPSIS BIJ SPINACIA OLERACEA L.

GEDRUKT BIJ M. J. PORTIELJE, AMSTERDAM.

KERNDEELING EN SYNAPSIS BIJ SPINACIA OLERACEA L.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

Doctor in de Plant- en Dierkunde,

AAN DE UNIVERSITEIT TE AMSTERDAM

OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS

DR. M. STRAUB,

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,

IN HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN

in de AULA der Universiteit

op Woensdag 18 Mei 1910, des namiddags ten 4½ ure,

DOOR

THEODOOR JAN STOMPS,

GEBOREN TE AMSTERDAM.

AMSTERDAM — M. J. PORTIELJE — 1910.



AAN MIJNE MOEDER EN AAN DE
NAGEDACHTENIS VAN MIJN VADER.

VOORWOORD.

Gekomen aan het einde van mijn Akademischen studietijd, is het mij eene behoefte, mijn oprechten dank te betuigen aan allen, die tot mijne wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Met erkentelijkheid, hooggeachte Dr. COSTERUS, *denk ik steeds nog terug aan Uwe lessen, aan de wijze, waarop U mijne liefde voor de studie der levende natuur wist aan te wakkeren en te leiden.*

Ook tot U, zeer geachte Dr. TERWEN, *zij het mij veroorloofd, hier een warm woord van dank te richten. Gaarne erken ik, dat voor mij ten minste de studie der Klassieken niet overbodig was, dat ik juist daardoor veel heb geleerd.*

Vooral echter voel ik mij gedrongen mijn dank te betuigen aan de Hoogleeraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde, in het bijzonder aan de Professoren WEBER, SLUITER, DUBOIS, RITZEMA BOS *en* DE MEYERE, *voor hun onderwijs en leiding bij mijne studie.*

Een afzonderlijk woord van dank zij het mij veroorloofd te richten tot U, hooggeleerde VERSCHAFFELT,

voor wat ik op college en laboratorium van U mocht leeren.

Mijn onderzoek ben ik begonnen op aansporing en onder leiding van Geheimrat Prof. Dr. E. STRASBURGER, *die mij bij herhaling op zijn laboratorium te Bonn gastvrijheid verleende.*

Het is mij eene behoefte hem daarvoor hier openlijk mijn oprechten dank te betuigen. In het bijzonder echter voor de buitengewone belangstelling, die hij mij bij mijn werk deelachtig liet worden, en voor de wijze, waarop hij mij steeds den weg wees, moeilijkheden te overwinnen.

Ten slotte een woord van innigen dank aan U, hooggeleerde DE VRIES, *hooggeachte Promotor, voor de wijze, waarop Gij mij zoowel gedurende mijne studietijd, als vooral bij de voltooiïng van dit proefschrift, met raad en daad hebt bijgestaan en voor het voorrecht de laatste jaren als Uw assistent aan de Amsterdamsche Universiteit werkzaam te hebben mogen zijn.*

INHOUD.

INLEIDING.

Nog steeds heerscht verschil van meening over de reductie-deeling, over de wijze, waarop in spore-, pollen- en embryozak-moedercellen het aantal chromosomen tot de helft wordt teruggebracht. Een deel der onderzoekers, en zeker wel het grootste gedeelte, meenen, dat bij de voorbereiding tot deze deeling de chromosomen zich twee aan twee naast elkander leggen, dat de aldus ontstane paren gedurende het synapsis-stadium blijven bestaan en, na zich verkort en verdikt te hebben, de chromosomenparen van de kernplaat vormen. Anderen echter schrijven het ontstaan van dubbele draden in de prophase toe aan het optreden van de lengtesplitsing, die de chromosomen zouden moeten ondergaan, wanneer de deeling zonder reductie zou plaats hebben. Dit begin van eene lengtesplitsing zou dan echter later weer verdwijnen. Naar hunne opvatting komen uit het synapsis-kluwen geen paren van naast elkander liggende chromosomen, maar lissen te voorschijn, waarvan de twee beenen ieder een chromosoom zouden vertegenwoordigen. Op nog latere stadiën zouden de beenen dezer lissen zich tegen elkander aanleggen, en daardoor zouden dan de chromosomenparen van de kernplaat gevormd worden. Deze onderzoekers meenen, dat alle

chromosomen gelijkelijk in eene veelvuldig gebogen reeks achter elkander gerangschikt zijn, zoodat ook de lissen uit twee opeenvolgende chromosomen zouden bestaan. Daarentegen zijn de vertegenwoordigers der eerstgenoemde meening er van overtuigd, dat in de kernen twee stellen van chromosomen voorkomen, waarvan de componenten twee aan twee naast elkander liggen. En daar men pleegt aan te nemen, dat van deze beide stellen het eene van den vadere en het ander van de moeder geërfd is, is deze kwestie natuurlijk van groot gewicht.

Omtrent dit belangrijke punt door eigen waarneming tot eene overtuiging te komen, was aanvankelijk het doel van mijn onderzoek. Professor STRASBURGER had de goedheid, mij er op te wijzen, dat zeer waarschijnlijk Spinacia oleracea L. een bij uitstek geschikt materiaal zou leveren, om dit doel te bereiken. Inderdaad is dit gebleken het geval te zijn.

Zooals door STRASBURGER reeds was medegedeeld [1]) komen in de vegetatieve kernen van deze plant slechts 12 chromosomen voor. Het liet zich aanzien, dat dit geringe aantal voor een onderzoek der reductie-verschijnselen gunstig moest zijn. De bloemen van Spinacia staan in zeer dicht gedrongen inflorescentiën. Maar in het vruchtbeginsel der vrouwelijke bloemen komt slechts één enkele zaadknop voor en dit bemoeilijkt in hooge mate het onderzoek van de ontwikkeling der embryozakken. Daarom heb ik voor het bestudeeren der synaptische verschijnselen voornamelijk de ontwikkeling van het stuifmeel gekozen. Deze is daarvoor uitnemend geschikt.

---

[1]) *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.* Heft VII der Hist. Beitr. Jena, G. Fischer 1909, p. 34.

Vooreerst zijn de antheren buitengewoon rijk aan stuifmeel, zoodat men zeer talrijke gelijksoortige stadiën in eenzelfde doorsnede kan bestudeeren. Ten tweede zijn de mannelijke bloeiwijzen zoo gedrongen, dat men ze in hun geheel met den microtoom kan snijden. In één enkel praeparaat kan men zoodoende doorsneden door jonge en door veel oudere bloemknoppen vereenigd vinden. Daardoor kan men soms alle stadiën der reductiedeeling van de vroegste prophase tot aan de vorming der pollenkorrels in zulk een praeparaat bijeen aantreffen. Een groot voordeel levert verder het verschijnsel op, dat soms onder in eene anthere de moedercellen in een ander stadium verkeeren dan bovenin en dat deze beiden dan door alle overgangen verbonden zijn. Zoo kan men soms boven in eene anthere de spoel der eerste deeling waarnemen, waarbij de chromosomen op weg zijn naar of juist aangekomen zijn bij de polen. Iets lager ziet men, hoe tusschen die chromosomen vacuolen ontstaan en de chromosomen daardoor van elkander gedrongen worden. Nog lager is de kernmembraan gevormd en vindt men de dochterkernen der eerste deeling in rust.

Dank zij deze geschiktheid van het materiaal, was ik in staat iets naders omtrent de prophasen der reductiedeeling waar te nemen. Daarbij zag ik, dat reeds in de vroege prophasen de chromosomen zich paarsgewijze naast elkander plaatsen en dat zóó de paren der kernplaat tot stand komen. Dit is in overeenstemming met hetgeen door Strasburger, Grégoire en anderen reeds is beschreven. Ook kon ik waarnemen, dat uit het synapsis-kluwen lissen te voorschijn komen en wel ten getale van 6. In tegenstelling met het beweren van Farmer en zijne aanhangers vermocht ik echter aan te toonen, dat deze lissen niet bestaan uit twee achter

elkaar geplaatste chromosomen en dat niet elk der beide beenen een chromosoom vertegenwoordigt. Elke lis is eigenlijk eene dubbele lis en bestaat uit twee naast elkaar liggende lisvormige chromosomen. In den regel openen deze dubbele lissen zich zóó, dat hun eene einde uit het synapsis-kluwen vrij komt. Daarbij heeft eene gelijkmatige verkorting en verdikking van de dubbele draad plaats, tot de afmetingen, welke de paren in de diakinese zullen hebben, bereikt zijn.

Het optreden van paren van chromosomen in de prophase van de reductie-deeling kan daarmee samenhangen, dat ook in vegetatieve kernen de chromosomen in den rusttoestand paarsgewijze naast elkaar liggen. Daarom onderzocht ik in mijne praeparaten eveneens de vegetatieve deelingen en bestudeerde deze ook in worteltoppen. Dit onderzoek bevestigde het uitgesproken vermoeden.

Behalve de paring der chromosomen trokken in het bijzonder ook de in en tusschen deze voorkomende zoogenoemde alveolen mijne aandacht. Bij nader onderzoek bleken zij mij echte vacuolen te zijn, geheel overeenkomende met die, welke in meristematische cellen door WENT zijn ontdekt. Uit praeparaten van S p i n a c i a en van vele andere objecten meen ik te mogen besluiten, dat deze vacuolen in de kernen eene gewichtige rol spelen. Zoo ben ik er ook toe gekomen de kernmembraan als een tonoplast te beschouwen. In het laatste hoofdstuk zal ik de argumenten uiteenzetten, welke er mijns inziens voor pleiten, aan vacuolen eene belangrijke rol bij de kerndeelingen toe te kennen.

HOOFDSTUK I.

MATERIAAL.

§ 1. *Variëteiten van Spinacia oleracea L.*

Ten einde voldoende van materiaal voorzien te zijn schafte ik mij zaden aan van negen verschillende variëteiten van spinazie. In den catalogus van J. B. Wijs en Zoon te Amsterdam waren deze aangeduid met de namen: vroeg, rond; vroeg, scherp; Hollandsche ronde Winter-; Amsterdamsche reuzen-, rond; Amsterdamsche reuzen-, scherp; verbazende reuzen-, scherp; Gaudry; Viroflay en Savoysche. Een deel dezer vormen heeft, zooals uit den naam reeds blijkt, ronde ongedoornde vruchten. Tot deze groep behooren ook de variëteiten Gaudry en Viroflay. Bij de anderen komen aan de vrucht twee tot vier doorntjes voor, welke bij het rijpen uit het perigoon zijn ontstaan.

In wetenschappelijke werken vindt men in den regel slechts twee vormen van Spinacia oleracea L. opgegeven. In de eerste plaats het type met doornen aan de vruchten, ook wel genaamd Spinacia oleracea spinosa MOENCH. Volgens A. DE CANDOLLE stamt deze soort waarschijnlijk uit de Levant. Zij is daar echter nog niet in het wild gevonden, tenzij zij eene gekweekte modificatie is van Spinacia tetrandra STEVEN, die in het zuidelijk deel

van den Kaukasus, Turkestan, Perzië en Afghanistan groeit en daar ook als groente wordt gebruikt. [1])

Volgens DE CANDOLLE bestaat er geen noemenswaard verschil tusschen deze wilde soort en de in Europa gekweekte met gedoornde vruchten.

Daartegenover staat dan het type met ongedoornde vruchten, bekend als Spinacia oleracea, β L. of Spinacia glabra MILLER of ook als Spinacia oleracea inermis MOENCH. Deze vorm is waarschijnlijk in de cultuur opgetreden. A. DE CANDOLLE [2]) zegt er van:

„l'Epinard de Hollande ou gros Epinard, dont le fruit n'a pas d'épines, est évidemment un produit des jardins. Tragus, soit Bock, en a parlé le premier dans le XVIe siècle".

In zijn *Géographie Botanique Raisonnée* [3]) laat hij zich eveneens in dezen zin uit:

„Le Spinacia glabra MILLER, me paraît une race produite par la culture. Non seulement personne ne l'a trouvé sauvage, mais encore il n'est mentionné que dans les cultures européennes et semble s'être produit après l'introduction de la plante ordinaire".

Het gedoornde type schijnt minder gevoelig voor koude te zijn dan het ronde. Vandaar dat het als Winterspinazie in den regel in het najaar wordt gezaaid en in het voorjaar gesneden. Het ronde type daarentegen wordt als Zomerspinazie meest in het voorjaar, in April, gezaaid [4]).

---

[1]) A. DE CANDOLLE: *l'Origine des plantes cultivées* p. 78.

[2]) l. c.

[3]) A. DE CANDOLLE, *Géographie Botanique Raisonnée*, 1855 p. 847.

[4]) LANGETHAL. *Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenkunde.* Bd. III, p. 73.

§ 2. *Het kweeken van het materiaal.*

Om bij het bestudeeren der vegetatieve deelingen ook worteltoppen te kunnen onderzoeken, zaaide ik in het voorjaar van 1909, in pannen met zaagsel, een deel mijner zaden uit. De schotels werden gedeeltelijk in eene warme kweekkas geplaatst, terwijl de overigen aan de buitentemperatuur blootgesteld bleven. In beide culturen ontstonden normale kiemwortels, die geschikt bleken te zijn voor cytologisch onderzoek. De bij hooger temperatuur gevormde kiemwortels leverden echter niet zulke goede resultaten op, als de onder gewone omstandigheden ontstane. De praeparaten er van waren moeilijker te kleuren; men kreeg den indruk, dat de wortels door een te snellen groei geleden hadden. In den afgeloopen winter zaaide ik nog eens een aantal zaden uit en wel in kassen van verschillende temperaturen, te weten: eene warme en eene gematigde kweekkas en eene Orchideeënkas. Na fixeering bleek dit materiaal echter volkomen waardeloos te zijn, daar de kleuring der praeparaten geheel mislukte en alle celwanden dik en opgezwollen waren.

Waaraan moest dit worden toegeschoven?

Zooals bekend is, is de ontkieming der zaden in het algemeen afhankelijk van de temperatuur, en wel zoodanig, dat men eene minimum-, optimum- en maximumtemperatuur kan onderscheiden. Ontkieming vindt niet meer plaats bij eene temperatuur, die beneden het minimum ligt of het maximum overschrijdt. Binnen deze grenswaarden verloopt de ontkieming sneller, naarmate de temperatuur dichter bij het optimum komt, langzamer, naarmate zij meer tot het minimum of maximum nadert.

SACHS[1]) vond voor het minimum, optimum en maximum van eenige gekweekte planten de volgende getallen:

	Minimum.	Optimum.	Maximum.
Zea Mays.	9,5	34	46° C.
Phaseolus multiflorus	9,5	34	46° „
Cucurbita Pepo . . .	14	34	46° „
Tarwe	5	29	42,5° „
Gerst	5	29	37,5° „

Voor de beide laatste planten schijnt intusschen het minimum nog lager te liggen. Planten, die aan warme streken gewend zijn, vertoonen meest hoogere cardinaalpunten der temperatuur, dan die, welke in meer gematigde gewesten te huis behooren. Voor Sinapis alba vond DE VRIES[2]), dat het optimum bij 27° en het maximum boven 37° C. ligt, terwijl de minimumtemperatuur volgens KIRCHNER[3]) bij 0° C. valt.

Over Spinacia oleracea vind ik slechts in NOBBE'S *Handbuch der Samenkunde* (p. 233) eene enkele mededeeling van HABERLANDT[4]) opgegeven, waaruit blijkt, dat de spinaziezaden beginnen te kiemen bij 4,75° C. na 9 dagen, bij 10,5° C. na 5,75 dagen en bij 15,6° C. en 18,5° C. na 3,25 dagen. Daaruit is wel geen conclusie te trekken omtrent de cardinaalpunten van Spinacia, maar in overeenkomst met planten uit ons klimaat als tarwe, gerst en mosterd kunnen wij toch aannemen, dat de temperaturen, waarbij de zaden in den winter

---

[1]) J. SACHS, *Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur.* Jahrb. f. wiss. Bot. II. (1860) p. 365.

[2]) DE VRIES, *Matériaux pour la connaissance de l'influence de la température.* 1870. Arch. Néerl. Bd. 5, p. 402.

[3]) O. KIRCHNER, *Ueber das Längenwachsthum von Pflanzenorganen bei niederen Temperaturen.* Cohn's Beitr. z. Biolog. 1883, III, p. 343.

[4]) HABERLANDT, Landw. Vers.-Stat. XVII, 1874, p. 104.

in de kassen te kiemen gelegd werden, tusschen het minimum en het optimum lagen en wel veel dichter bij het laatste. Nu zien planten, die bij optimale temperatuur gegroeid zijn, er in den regel niet anders uit dan die, welke hunne ontwikkeling hebben doorloopen bij temperaturen, die niet te ver boven of beneden dat optimum liggen. Sterke formatieve invloeden worden eerst bemerkbaar, wanneer men tot de grenstemperaturen nadert. Zoo vond POPOVICI [1]), dat, wanneer de ontkieming van zaden tusschen het optimum en het maximum plaats heeft, met afnemende intensiteit van den groei de lengte der strekkingszone minder wordt. Bij temperaturen dicht bij het minimum heeft juist eene verlenging van die zone plaats. Hieruit mag men dus besluiten, dat eene belangrijke vormverandering bij de spinaziewortels door de gebruikte temperaturen niet te verwachten was. Zeer zeker waren de temperaturen, waarbij de ontkieming plaats had, hooger dan wanneer de zaden in het voorjaar buiten kiemen. En daar groeiverschijnselen in den regel zóó door hoogere temperaturen beïnvloed worden, dat niet alle factoren op gelijke wijze versneld worden, konden daarvan kleine afwijkingen het gevolg zijn. Dit blijkt o.a. uit de onderzoekingen van HOTTES [2]), die bij hoogere temperaturen minder extranucleaire nucleolen in wortelcellen zag optreden, dan bij lagere. Een bekend feit is ook, dat eene hoogere temperatuur vaak veel schadelijker werkt, wanneer de lucht vochtig is. Zaden zullen bijv. in droge

---

[1]) POPOVICI. *Der Einflusz der Vegetationsbedingungen auf die Länge der wachsenden Zone.* Bot. Ctrbl. 1900, Bd. 81, No. 2 en 3.

[2]) Geciteerd in STRASBURGER, *Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.* Heft VI der Hist. Beitr. Jena, G. Fischer 1900.

lucht bij eene bepaalde hooge temperatuur hunne kiemkracht kunnen behouden, terwijl zij die bij dezelfde temperatuur in eene vochtige atmosfeer verliezen. Het is dus niet onmogelijk, dat de verandering van den bouw der cellen en het verschillende kleuringsvermogen toe te schrijven zijn aan de hoogere temperatuur in de kassen, in verband met de vochtigheid van de atmosfeer, de verminderde lichtintensiteit, enz.

Hoe dit ook zij, uit mijne ervaringen volgt, dat slechts van zaden, die bij normale, betrekkelijk lage temperaturen gekiemd zijn, een bruikbaar materiaal voor het cytologisch onderzoek mag verwacht worden.

Ten einde gedurende het geheele jaar voldoende materiaal van bloemen voor fixatie beschikbaar te hebben, zaaide ik reeds vroeg in het voorjaar zaden van alle variëteiten in schotels, die in eene verwarmde kas geplaatst werden. De kiemplantjes werden later op zeer zonnige bedden uitgeplant, waardoor een snel doorschieten der bloeistengels wordt bevorderd [1]).

Bovendien werden op verschillende tijden van den zomer nieuwe hoeveelheden uitgezaaid. Verschillen tusschen deze culturen heb ik, wat de cytologische verschijnselen aangaat, niet kunnen waarnemen.

In mijne cultuur viel mij het veelvuldig voorkomen van bekervormige bladeren op; een punt, waarop ik elders hoop terug te komen.

---

§ 3. *Beschrijving der bloemen.*

Ten opzichte van verscheidene punten van de morphologie der bloem bestaat nog verschil van opvatting.

---

[1]) Zie LANGETHAL, *Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenkunde* Bd. III, p. 73.

Het kwam mij wenschelijk voor, omtrent deze kwesties door eigen onderzoek tot klaarheid te komen. Met het oog hierop moge eene korte beschrijving van den bouw der bloemen vooraf gaan.

S p i n a c i a   o l e r a c e a L. is dioecisch. Zoowel de mannelijke als de vrouwelijke bloemen staan in dichasiale bloeiwijzen, die tot dichte kluwens zijn samengedrongen. Bij de vrouwelijke planten staan deze meestal in de bladoksels tegen de hoofdas aangedrukt, bij de mannelijke plegen zij tot afgebroken aren vereenigd te zijn.

De mannelijke bloem bestaat uit 4—5 vliezige bloemdekbladeren en evenveel tegenover deze staande meeldraden. Steelblaadjes [1]), ook wel voorbladeren genoemd, worden hier niet aangetroffen. De meeldraden hangen aan hun voet samen, hebben vierhokkige introrse met twee lengtespleten openspringende antheren en stuiven na elkander. Dit laatste verschijnsel komt bij C h e n o p o d i a c e a e algemeen voor en wordt door VOLKENS [2]) aangevoerd als argument tegen de bewering van KIRCHNER, SCHULZ en WARMING, dat bij deze familie windbestuiving eene groote rol zou spelen. Bij anemophile planten toch plegen de bloemen zich min of meer gelijktijdig te openen en plegen ook de antheren tegelijk te stuiven. Wanneer men daarentegen in den nazomer eene krachtige plant van C h e n o p o d i u m of A t r i p l e x beziet, zal men vinden, dat van de honderden of zelfs duizenden van bloemen er slechts enkelen goed geopend zijn, terwijl de overigen zich in allerlei andere ontwikkelingsstadiën bevinden. De bloemen openen zich ook niet

---

[1]) OUDEMANS spreekt in het 2e deel van het Leerboek der Plantenkunde door Oudemans en De Vries, Vormleer p. 138 en 179, van steelblaadjes.

[2]) G. VOLKENS: *Chenopodiaceae* in Engler en Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien III. T. 1. Abt. a.

plotseling, maar het eene bloemdekblad na het andere buigt zich naar buiten en tegelijk met elk perigoonblad strekt zich de tegenoverstaande meeldraad, om terstond daarna open te springen. Hieruit kan ook weer blijken, hoe geschikt de pollenontwikkeling van S p i n a c i a voor het bestudeeren der reductieverschijnselen moet zijn. Want wegens den ongelijken ouderdom der stuifmeelhokjes mag men verwachten op doorsneden door één enkele bloem in de verschillende antheren steeds weer andere stadiën aan te treffen.

De vrouwelijke bloem bestaat slechts uit één vruchtbeginsel, dat 2 tot 4 of 5 met papillen overdekte stijlen draagt en omgeven wordt door een t w e e t a l b l a a d j e s. Omtrent de vraag, of men hier met een perigoon, dan wel met steelblaadjes te doen heeft, bestaat nog steeds verschil van meening. Hierop kom ik in de volgende paragraaf terug. De beide genoemde blaadjes zijn aan hun basis met elkander vergroeid, zoodat zij op eene dwarsche doorsnede door de bloem zich als een ring rondom het vruchtbeginsel voordoen.

Het vruchtbeginsel is éénhokkig en bevat slechts één basalen campylotropen zaadknop. Deze verandert in een zaad, waarin de kiem om het voedingsweefsel gekromd ligt. Bij het rijp worden blijft de vrucht omgeven door de beide genoemde bladeren, welke hard en kraakbeenachtig worden en tot aan hun top vergroeien. Hierbij kunnen, nl. bij de variëteit spinosa Moench, zijdelings uit dit omhulsel 2 tot 4 doorntjes ontstaan.

Soms treft men in mannelijke bloemen een rudimentair vruchtbeginsel aan. Komen er tweeslachtige bloemen voor, dan zijn deze steeds gebouwd als de mannelijke.

———

§ 4. *De ontwikkeling der bloem.*

Sprekend over de bloemontwikkeling der Chenopodiaceae, zegt PAYER[1]): „Les plantes de cet ordre se ressemblent tellement entre elles dans leur structure florale essentielle, qu'en connaître une, c'est les connaître toutes". Daarom behandelt hij slechts, als typisch voor de orde, de bloemontwikkeling van Suaeda fruticosa.

De vijf kelkbladen ontstaan hier successievelijk en blijven aan hun basis vrij. Aan de voorzijde, d. w. z. aan de van de as afgekeerde zijde, van de bloem liggen het 1e en het 3e kelkblad; achter, in het mediaanvlak staat het 2e en ter weerszijden daarvan de kelkbladen 4 en 5. Bij geen der bestudeerde Chenopodiaceae werd eenig spoor van petalen aangetroffen. De meeldraden verschijnen tegelijkertijd, staan tegenover de kelkbladen en groeien zeer snel. Kort na het optreden der meeldraden ontstaan om den top van den bloembodem drie papillen voor de carpellen. Bij Suaeda verschijnen deze tegelijk, bij andere geslachten, bijv. Beta, na elkander en wel achtereenvolgens boven de sepalen 1, 2 en 3. Spoedig vergroeien de drie beginsels der carpellen tot een wal, welke zich naar boven tot een korten stijl vernauwt, terwijl de drie lobben van den rand tot drie vertakte stempels uitgroeien. Van deze stempels zijn er dus meestal twee naar voren en één in het mediaanvlak naar achteren gekeerd. De zaadknop ontstaat volgens PAYER zoo, dat om den top van den bloembodem twee ringvormige verhevenheden voor de integumenten optreden, waarna deze top zelf uitgroeit en de nucellus

---

1) PAYER, *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris, 1857, p. 308—309.

wordt van den zaadknop, die bij Suaeda rechtopstaand en anatroop is.

Bij sommige Chenopodiaceae ontstaan slechts twee beginsels voor de carpellen. Deze staan dan beide in het mediane vlak, zoodat er één boven het 2e kelkblad ligt en er één tusschen het 1e en 3e kelkblad naar voren is gekeerd.

Een onderzoek naar de ontwikkeling der vrouwelijke bloemen van Spinacia kwam mij wenschelijk voor, omdat daaruit misschien eene conclusie zou zijn te trekken omtrent den aard der om het vruchtbeginsel aanwezige blaadjes. VOLKENS [1]) meent, dat bij alle Cyclolobeae Atripliceae onder de Chenopodiaceae de mannelijke bloemen wel een perigoon en geen steelblaadjes, de vrouwelijke daarentegen wel steelblaadjes en meestal geen perigoon hebben. Bij de vrouwelijke bloemen van Atriplex bestaat daarover wel geen twijfel. Hier staan de bewuste blaadjes transversaal, zooals dat voor steelbladen algemeen geldt, en kunnen zij zelfs bloemen in hunne oksels dragen. Bij het nauw verwante geslacht Exomis vindt men er boven nog rudimenten van een perigoon, zoodat zij ook hier ongetwijfeld als steelbladen moeten worden beschouwd. EICHLER [2]) beweert echter, dat bij de geslachten Spinacia en Eurotia de vrouwelijke bloemen evenals de mannelijke een perigoon en geen steelblaadjes hebben. Dit bloemdek zou dan tweetallig zijn.

Bij het bestudeeren van de ontwikkeling der vrouwelijke bloemen bleek het mij, dat de carpellen optreden als twee mediaan gelegen verhevenheden. Deze ver-

---

[1]) l. c.

[2]) EICHLER, *Blütendiagramme*. II. p. 77—84.

groeien bij de verdere ontwikkeling zijdelings met elkander en doen zoo het vruchtbeginsel ontstaan. Aan den top vertakken zij zich meestal, zoodat in den regel vier stempels gevormd worden.

In datzelfde mediane vlak verschijnen nu ook de beginsels der beide besproken blaadjes.

Evenals bij de eerste ontwikkeling der carpellen worden deze verhevenheden aan hun voet voortdurend breeder, nemen een halvemaan-vorm aan en vergroeien ten slotte zijdelings met elkander. Daar steelblaadjes, wanneer er ten minste twee aanwezig zijn, transversaal plegen te staan, kunnen wij dus met EICHLER aannemen, dat bij de vrouwelijke bloemen van Spinacia wel perigoonbladen en geen steelbladen optreden.

Een zeer belangrijk argument, dat er toe leidt de blaadjes in kwestie te beschouwen als perigoonbladen en niet als steelbladen, is verder, dat soms een dezer bladen een dubbelgekielden rug heeft, zooals ik dit bij de eerste ontwikkeling eener bloem in enkele gevallen heb waargenomen. Hieruit kan men de gevolgtrekking maken, dat ook bij de vrouwelijke bloemen evenals bij de mannelijke oorspronkelijk vier perigoonbladen aanwezig zijn, die echter twee aan twee in het mediane vlak vergroeid zijn. Van belang in verband hiermede is ook de mededeeling van BAILLON [1]), dat van de bedoelde blaadjes er soms drie of vier in eene vrouwelijke bloem kunnen voorkomen.

VOLKENS meent, dat wanneer bij de variëteit Spinosa MOENCH aan de vrucht meer dan twee, nl. drie of vier, doorntjes voorkomen, dit verklaard moet worden door eene splitsing van de twee oorspronkelijk aan-

---

[1]) BAILLON, *Histoire des Plantes.* T. IX, p. 135.

wezige steelblaadjes. Het komt mij voor, dat het optreden van drie of vier doorntjes aan de vrucht beschouwd kan worden als argument voor EICHLER's opvatting, dat bij de vrouwelijke bloem van Spinacia perigoonbladen en niet steelblaadjes voorkomen. Wanneer nl. de twee meestal aanwezige perigoonbladen door vergroeiing twee aan twee uit vier zijn ontstaan, beteekent het optreden van drie of vier doorntjes aan de vruchten eenvoudig een weer zichtbaar worden van de dubbele natuur dezer beide perigoonbladen.

De zaadknop is van twee integumenten voorzien en groeit in het mediane vlak campylotroop om en wel van voren naar achteren. De funiculus, die zeer kort is, ligt dus aan de voorzijde van de bloem, de micropyle is naar achteren en naar beneden gekeerd. Zoodoende ligt ook de ringvormig om het voedingsweefsel gekromde kiem later in het mediane vlak, m. a. w. in het vlak der twee doornachtige uitsteeksels van het perigoon, wanneer deze ten minste aanwezig zijn. Daarbij is dan natuurlijk het kiemworteltje ook naar achteren en naar beneden gekeerd, terwijl de cotylen aan de voorzijde liggen.

Zooals boven reeds is medegedeeld, stelt PAYER zich voor, dat de zaadknop ontstaat uit den top van den bloembodem. In het algemeen neemt men echter voor het geval, dat slechts één bodemstandige zaadknop aanwezig is, aan, dat deze bij één der carpellen behoort en zeer laag op den rand daarvan is ingeplant. EICHLER [1]) neemt dit dan ook voor den zaadknop der Chenopodiaceae aan, en noemt daarvoor als argument, dat bij Orthosporum, een ondergeslacht van Chenopo-

[1]) l. c. p. 81.

dium, de zaadknop duidelijk uit den wand van het ovarium ontstaat. Ook hier meen ik, dat EICHLER's opvatting de juiste is en wel op grond van de volgende waarneming. In een schotel met ontkiemde spinaziezaden trof ik namelijk eens eene vrucht aan, waaruit twee gelijke hoofdwortels te voorschijn kwamen. A priori zou dit op verschillende oorzaken kunnen berusten. De mogelijkheid bestond, dat als geval van Polyembryonie twee kiemen in één zaad aanwezig waren; maar ook kon de vrucht twee zaden bevatten.

Het eerste was weinig waarschijnlijk, daar A. BRAUN [1]) Spinacia niet noemt in zijne bekende lijst van planten, bij welke Polyembryonie voorkomt en ook omdat later geen mededeelingen daaromtrent zijn verschenen. Bij onderzoek bleek dan ook, dat in deze vrucht twee volkomen gelijke zaden aanwezig waren, elk omgeven door een eigen zaadhuid.

Zoolang in het vruchtbeginsel slechts één zaadknop aanwezig is, zou men kunnen aannemen, dat deze uit den top van den bloembodem werd gevormd. Wanneer er echter twee in voorkomen, meen ik, dat het duidelijk is, dat beide bij de carpellen behooren en uit de randen daarvan zijn ontstaan.

Als resultaat van mijn onderzoek van de ontwikkeling der bloem bij Spinacia, kan ik dus voor de meening van EICHLER, dat men in de twee blaadjes, welke in de vrouwelijke bloemen dezer plant het vruchtbeginsel omgeven, perigoonblaadjes heeft te zien, en dat de zaadknop niet op den top van den bloembodem en dus eindstandig, maar op den rand van een

---

[1]) A. BRAUN. *Ueber Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne.* Abh. d. K. Ak. d. W. zu Berlin, 1859.

der carpellen staat, als verdere argumenten aanvoeren:

1e. dat de bedoelde blaadjes mediaan staan.

2e. dat zij somtijds een dubbel gekielden rug vertoonen.

3e. dat in het vruchtbeginsel twee zaadknoppen kunnen voorkomen, waardoor eene inplanting op den top van den bloembodem is buitengesloten of tenminste zeer onwaarschijnlijk wordt.

HOOFDSTUK II.

METHODEN VAN ONDERZOEK.

§ 1. *Het vervaardigen der praeparaten.*

Bij het vervaardigen mijner praeparaten volgde ik de methoden, zooals die in het laboratorium van Professor STRASBURGER te Bonn worden toegepast. Eene beschrijving dier methoden is misschien aan velen niet onwelkom en moge daarom hier volgen.

Fixeering. Om practische redenen verdient het aanbeveling in den regel het materiaal 's morgens te fixeeren. Daarbij worden hoofdzakelijk de volgende fixatie-vloeistoffen gebruikt.

1e. Alcohol-ijsazijn. Dit is een mengsel van 3 deelen absoluten alcohol en 1 deel ijsazijn, dat steeds onmiddellijk vóór het gebruik moet bereid worden, daar door een langdurig staan der vloeistof de aethyl-azijnesther ontstaat, die voor de fixatie waardeloos is en dus het werkzame bestanddeel te zeer vermindert. De vloeistoffen worden daarbij op het oog bij elkander gevoegd in het buisje, waarin men het te fixeeren materiaal wil brengen. Het gebruik van dit fixeermiddel is boven dat van het hieronder te bespreken Flemming's mengsel in die gevallen te verkiezen, waarin de objecten in het laatste niet onderzinken,

zooals dat bijv. het geval is met bloemen van Alchemilla. In alcohol-ijsazijn blijven de gefixeerde voorwerpen 1 dag staan. Den volgenden morgen wordt de vloeistof uitgegoten en wordt er absolute alcohol voor in de plaats gebracht. Hierin laat men de objecten een uur staan, giet weer af en voegt nieuwen absoluten alcohol toe. Dit herhaalt men drie of vier maal, tot de reuk van den ijsazijn niet meer bemerkbaar is.

2e. Een mengsel volgens FLEMMING, bestaande uit 180 cM^3. van eene 1 % chroomzuur-oplossing, waarbij 25 cM^3. 2 % osmiumzuur, 12 cM^3. ijsazijn en 210 cM^3. gedistilleerd water gevoegd zijn. Deze vloeistof behoort in het donker in eene gele flesch bewaard te worden, daar in water opgelost osmiumzuur aan het licht niet houdbaar is. De 25 cM^3. van eene 2 % osmiumzuur-oplossing, noodig bij het bereiden van dit mengsel, verkrijgt men op zeer eenvoudige wijze door een buisje met 0,5 gram osmiumzuur, zooals dat in den handel voorkomt, met 25 cM^3. water te schudden tot het breekt, en dan den inhoud op te laten lossen. Dit fixeermiddel verdient vooral aanbeveling met het oog op kleuring met safranine-gentianaviolet-orange G. Daar het chroomzuur slechts zeer moeilijk in de objecten binnen dringen kan, zorge men er voor, deze zoo klein, als mogelijk is, te nemen. Dit geldt trouwens als algemeene regel voor alle fixatie-vloeistoffen. Ook moet men er steeds voor zorgen, dat het volumen van de vloeistof het veelvoudige is van dat der objecten. Evenals in het mengsel van alcohol en ijsazijn het laatste dient om de contraheerende werking van den alcohol tegen te gaan, geschiedt hier het toevoegen van azijnzuur, om eene plasmolyseerende werking van het chroomzuur te verhinderen. Dit laatste werkt ook daardoor nog nadeelig, dat het

tengevolge kan hebben, dat bepaalde albuminoiden neerslaan, en wel in den vorm van draden, die vaak zoo tot een netwerk vereenigd zijn, dat men ze voor structuren van het protoplasma zou kunnen aanzien. Het osmiumzuur dringt bijzonder snel door, veroorzaakt echter een zwart worden der objecten.

In „Flemming" blijven de objecten 2 dagen. Dan bedekt men het fixatie-buisje met een dubbel gevouwen lapje neteldoek en plaatst het voor den tijd van 2 uur onder de waterleiding. Daarna moeten de voorwerpen overgebracht worden in absoluten alcohol, hetgeen geleidelijk moet geschieden. Het beste is, wanneer men het zóó kan inrichten, dat alcohol van 30 %, 50 %, 70 % en 85 % op 1 dag ieder 2 uur kunnen inwerken en de objecten dan een nacht in alcohol van 96 % kunnen doorbrengen. Een langer oponthoud dan 2 uur in alcohol van 70 % schaadt niet, echter wel in alcoholen van lager % of in water; ik heb mij daarvan persoonlijk overtuigd en vond dat de kleuring dan veel minder goed slaagt. In alcohol van 96 % moeten de voorwerpen echter 6 à 12 uur doorbrengen. Daarna late men ze nog 2 maal 2 uren in absoluten alcohol vertoeven.

3e. JUEL's oplossing, bestaande uit 2 gram zinkchloride en 2 cM³. ijsazijn op 100 cM³. 50 % alcohol. Men behoeft hier niet met water uit te spoelen, maar begiet de objecten met alcohol van 70 %, dien men terstond door nieuwen vervangt, waarin nu de objecten kunnen blijven staan. Zoowel voor kleuring met safranine-gentianaviolet-orange G, als met ijzer-haematoxyline, is dit fixatiemiddel geschikt.

4e. GUIGNARD's oplossing, bestaande uit 0,5 gram chroomzuur, 0,5 gram officineel ijzerchloride en 2 cM³. ijsazijn op 100 gram water.

Voor de fixatie van bloemenmateriaal van Spinacia heb ik vooral alcohol-ijsazijn gebruikt, waarbij zoowel de mannelijke als de vrouwelijke inflorescenties in hun geheel werden afgeplukt en in de vloeistof gebracht. Voor wortels heb ik alle genoemde fixatie-vloeistoffen toegepast.

Het overbrengen in paraffine. Bij alle fixatiemethoden komen de objecten ten slotte in absoluten alcohol. Deze wordt vervangen door een mengsel van gelijke deelen alcohol en chloroform, waarin de voorwerpen aanvankelijk drijven. Men wacht nu tot alles ondergezonken is, hetgeen bij kleine objecten 1 dag, bij grootere 2 à 3 dagen kan duren. Daarna vervangt men het mengsel door zuivere chloroform, waarin eveneens de objecten eerst drijven, ten slotte echter moeten zinken. Dit neemt ook 1 à 2 dagen in beslag. Zijn zij dan nog niet gezonken, dan plaatst men het buisje, na de kurk losgemaakt te hebben, boven op den thermostaat. Door de verwarming wordt dan het zinken bespoedigd.

Nu brengt men de voorwerpen, met zooveel chloroform, dat zij even er door bedekt worden, in een porceleinen kroes met vlakken bodem en vertikalen wand en vult dezen verder aan met schilfers van paraffine van 52° C. smeltpunt. Het verdient aanbeveling in den kroes een etiquetje met de noodige aanwijzingen te leggen, dat tevens, wanneer de paraffine in den thermostaat, die op 55° C. wordt gehouden, gesmolten is, kan dienen om elken dag de paraffine om te roeren. Hierdoor wordt het verdampen van de chloroform bevorderd, en is deze in 2—3 dagen, soms echter eerst na eene week verdreven.

Het snijden. Om de objecten in blokjes paraffine te brengen, die geschikt zijn, om met den microtoom

gesneden te worden, gaat men als volgt te werk. Een rechthoekig porceleinen schaaltje, 5 c.M. lang, 4 c.M. breed en 1 c.M. diep, wordt goed ingewreven met glycerine en een weinig verwarmd. Dan kan men òf den kroes met de voorwerpen er in leeggieten en de laatsten naar verkiezing rangschikken òf wel men kan afzonderlijk gesmolten paraffine er in gieten en de objecten uit den kroes er met een warm pincet één voor één in overbrengen. Het heeft niet het minste bezwaar, dezelfde paraffine te gebruiken, mits de chloroform er uit verdampt is. Wanneer dit laatste niet het geval is, kan het tot moeilijkheden bij het snijden aanleiding geven. Zoo wordt bijv. het afbrokkelen van den rand van een blokje bij het snijden aan het nog aanwezig zijn van chloroform toegeschreven. Men gaat verder op de volgende wijze te werk. Het etiquetje wordt bij een der hoeken van het porceleinen schaaltje op de paraffine gelegd en het schaaltje wordt naar een koeler plek van de tafel geschoven; dan laat men het op koud water drijven en als er een vlies over de paraffine is gekomen, laat men het zinken. Na eenigen tijd komen de gegoten blokken van zelf boven drijven. Dan worden zij in stukken verdeeld, die ieder één object bevatten en op den daarvoor bij den microtoom behoorenden objecthouder bevestigd kunnen worden. Gewoonlijk wordt te Bonn met een „Schlittenmikrotom" naar Thoma-Yung gesneden. Daarbij worden als objecthouders rechthoekige houten blokjes gebruikt in welker bovenste helft een weinig lood is aangebracht. Wanneer men nu de paraffineblokjes op deze veel grootere houten blokjes bevestigd heeft, maakt men de kanten met behulp van een warm scalpel zuiver rechthoekig en dompelt ze in een glas water ter afkoeling onder. De aanwezigheid van het lood bewerkt

dan, dat de kant met het object onder water blijft.

Thans kunnen de doorsneden worden vervaardigd. Meestal wordt ter dikte van 10 μ gesneden. Zulks deed ik gewoonlijk ook bij Spinacia, hoewel ik soms ook coupes van 5 μ dikte bestudeerd heb.

Het opplakken der doorsneden. Men gebruikt steeds voorwerpglazen van 26 bij 76 m.M. grootte. Zij worden goed ingewreven met een weinig eiwit-glycerine (een mengsel van gelijke deelen kippen-eiwit en glycerine, waarbij een weinig kamfer gevoegd wordt, om het bederf tegen te gaan). Daarna worden er met een druppelbuisje eenige druppels water opgebracht, waarop men nu de gemaakte coupes laat drijven. Het valt dan zeer gemakkelijk de doorsneden te rangschikken, waarbij met het formaat van het dekglas (gebruikelijk zijn die van 25 bij 45 m.M.) rekening gehouden moet worden. Dan zet men het objectglas een oogenblik rechtop en laat zoodoende het overtollige water weer afloopen. Daarna komen de praeparaten voor minstens een paar uur (overnacht bijv. is volstrekt niet te lang) in den thermostaat (bij 55° C.) te liggen, bij voorkeur boven op de porceleinen kroezen, die er in staan. Hierdoor bewerkt men, dat de doorsneden stevig en zonder rimpels op de glazen geplakt worden. Uit den oven genomen en afgekoeld door eenige minuten op de tafel te hebben gelegen, komen de praeparaten vervolgens in xylol, waardoor in 5 à 10 minuten de paraffine wordt opgelost. Een verblijf van meerdere dagen in xylol is volstrekt niet schadelijk. Na uit deze vloeistof genomen te zijn, wordt het praeparaat met alcohol van 96 % of met gebruikten absoluten alcohol begoten om van de vettige xylol bevrijd te worden, en daarna in een glas water afgespoeld.

Kleuring. In alle gevallen waarin met „Flemming"

was gefixeerd, moet men nu het praeparaat in eene 3 % waterstofsuperoxyde-oplossing brengen, om de zwarte kleur van de doorsneden door oxydatie te doen verdwijnen. Hiervoor zijn 2 à 3 uur noodig en voldoende. Wil men later met safranine-gentianaviolet-orange G kleuren, dan zorge men er voor, dezen tijd niet te lang te nemen, daar in dat geval de kleuring wel eens niet goed gelukt. Bij kleuring met haematoxyline schaadt echter een langer verblijf in waterstofsuperoxyde niet. In plaats van waterstofsuperoxyde is ook te gebruiken eene oplossing van 2 gram kaliumchloraat in 100 c.M^3. 70 % alcohol, waarbij 2 druppels geconcentreerd zoutzuur gevoegd zijn.

In die gevallen, waarin gefixeerd was met eene vloeistof, welke alcohol maar geen chroomzuur bevatte, dus bijv. met alcohol-ijsazijn of met JUEL'S fixeervloeistof, moet het praeparaat, wanneer met safranine-gentianaviolet-orange G gekleurd zal worden, nadat het uit de xylol gekomen en met alcohol en water afgespoeld is, in eene 1 % chroomzuuroplossing gebracht worden. Het chroomzuur maakt de weefsels meer geschikt, om die kleuren vast te houden, en moet 2 à 3 uur of langer inwerken, waarna men een kwartier tot een half uur goed onder de waterleiding spoelt. Deze inwerking van chroomzuur is overbodig, wanneer men met haematoxyline wil kleuren.

De beide te Bonn hoofdzakelijk gebruikte kleurmethoden zijn die met ijzer-haematoxyline naar HEIDENHAIN en die met safranine-gentianaviolet-orange G, bekend als FLEMMING'S driekleurenmethode.

Voor de kleuring met haematoxyline volgens HEIDENHAIN heeft men twee vloeistoffen noodig.

1^e. Eene oplossing van haematoxyline, welke men

bereidt door 2 gram dezer stof op te lossen in een weinig absoluten alcohol en dan water toe te voegen tot 100 c.M^3. Door toevoeging van enkele druppels waterstofsuperoxyde bewerkt men, dat de vloeistof langer goed blijft.

2^e. Eene 3 % oplossing van ijzeraluin (Schwefelsaures Eisenoxydammon van GRÜBLER). Na uit de xylol genomen, met alcohol en water afgespoeld en zoo noodig (wanneer n.l. met „Flemming" gefixeerd was) door waterstofsuperoxyde gebleekt en daarna nog even in water gespoeld te zijn, komt het praeparaat in een cylinderglas met ijzeraluin, welke zeer rein gehouden moet worden en alleen voor dit doel mag worden gebruikt.

De weefsels worden hierdoor geschikt gemaakt om de kleurstof op te nemen. Het praeparaat blijft er minstens eenige uren in, maar eene langere inwerking is niet nadeelig. Dan wordt het 5 minuten lang onder de waterleiding gespoeld en komt het in de 2 % haematoxyline-oplossing. Verschillende objecten gedragen zich hier op zeer verschillende wijzen. Sommige kunnen reeds na een half uur, andere eerst na veel langeren tijd verder behandeld worden. Daarbij moet opgemerkt worden, dat de kleuring des te beter slaagt, hoe ouder de oplossing is. Steeds moet ook de oplossing tegen den invloed van het licht beschermd worden. Mijne praeparaten van wortels en bloemen van Spinacia vertoefden dikwijls slechts een half uur in de haematoxyline-oplossing en werden dan terstond verder behandeld. D. w. z. zij werden even in een glas met water afgespoeld en dan in een nieuw cylinderglas met ijzeraluin gedifferentieerd. De kleur trekt hier snel uit, hetgeen men onder het microscoop moet controleeren. Zoodra de gewenschte détails scherp uitkomen, brengt men het praeparaat snel in water, waarin het 10 minuten

krachtig gespoeld moet worden. Blijft er nl. eenig ijzeraluin achter, dan kan dat later tot ontkleuring van het praeparaat aanleiding geven. Is misschien bij het differentieeren de kleur te veel uitgetrokken, dan kan men na 5 minuten spoelen het praeparaat weer eenigen tijd in de haematoxyline zetten.

Nadat de praeparaten zich gedurende 10 minuten in stroomend water hebben bevonden, ontwatert men ze met alcohol van 96 % en komen zij in kruidnagelolie, waardoor zij opgehelderd worden. De kruidnagelolie trekt de kleur niet uit, zoodat de praeparaten er zoo lang in vertoeven kunnen, als men wil.

Voor de kleuring met s a f r a n i n e - g e n t i a n a v i o l e t - o r a n g e G heeft men noodig:

1e. eene 2 % oplossing van safranine in alcohol van 50 %, waarbij eenige druppels anilinewater gevoegd worden, om het bederf tegen te gaan;

2e. eene 2 % oplossing van gentianaviolet in water;

3e. eene oplossing van Orange G van Grübler, die ongeveer een half % sterk is.

Het praeparaat komt het eerst in de safranine-oplossing, voor den tijd van 6—24 uur. Al naar het fixatie-middel gebeurt dit dus terstond, nadat het uit de xylol genomen en met alcohol en water afgespoeld is (Guignard), of nadat het eerst in waterstofsuperoxyde geweest en met water even afgespoeld is (Flemming), of nadat het eenige uren in chroomzuur van 1 % heeft gestaan en 1/4 uur goed onder de waterleiding afgespoeld is (alcohol-ijsazijn, Juel). De safranine kleurt de praeparaten te sterk en moet dus worden uitgetrokken. Daarvoor worden de praeparaten eerst in een glas met water gereinigd en dan begoten met alcohol van 96 % en zoo noodig met zuren alcohol (eenige druppels zoutzuur op

200 c.M³. alcohol van 96 %). Met het oog op de verdere bewerking is het wenschelijk een praeparaat met den laatsten te behandelen. Men controleert telkens onder het microscoop of de roode kleurstof voldoende is uitgetrokken, terwijl tevens nucleolen en chromosomen fraai rood moeten blijven. Is dit het geval, dan spoelt men weer in water af en plaatst het praeparaat in een cylinderglas met gentianaviolet. De duur van inwerking hiervan moet men voor ieder object door probeeren vinden. De bedoeling is, dat de spoelen violet gekleurd worden en de weefsels een blauwachtig roode tint aannemen, terwijl de chromosomen en nucleolen fraai rood blijven uitkomen. Meestal duurt dit 1 minuut of iets langer. Dan wordt het praeparaat weer in water afgespoeld en giet men er met een druppelbuisje eenige druppels van de orange G-oplossing op. Orange G heeft de eigenschap het gentianaviolet te differentieeren en het cytoplasma te kleuren. Gedurende ¼ minuut, of zooveel langer als noodig blijkt, schudt men het praeparaat nu heen en weer, giet dan het orange G af, en spoelt de rest er van met alcohol van 96 % weg. Hiermede schudt men het voorwerpglas eveneens heen en weer tot de afloopende alcohol niet meer de kleur van het gentianaviolet vertoont. Nu komt het praeparaat in kruidnagelolie. Hierin beweegt men het met behulp van een pincet eenige malen heen en weer tot de kruidnagelolie gelijkmatig afloopt, wanneer men het praeparaat er uit neemt. Dan laat men het er weer rustig in staan. In dit geval trekt de kruidnagelolie de kleurstof wel uit; men controleert dus dit uittrekken onder het microscoop en zoodra het praeparaat voldoende is opgehelderd, neemt men het er uit en brengt er canada-balsem en een dekglas op.

Zoowel bij materiaal van bloemen als bij dat van wortels van Spinacia voldeed deze kleuring mij minder goed, dan die met haematoxyline. Daarom heb ik vooral de laatste aangewend. De oorzaak daarvan lag in het onscherp kleuren door de safranine. Nog eenige andere kleuringen heb ik geprobeerd, zooals bijv. haematoxyline met Orange G, haematoxyline met gentianaviolet, gevolgd door inwerking van kruidnagelolie, waarin 1 % eosine was opgelost, enz. Mijne teekeningen zijn echter alle vervaardigd naar praeparaten, die eenvoudig met haematoxyline waren gekleurd.

Hier wil ik nog wijzen op eene methode, om in gevallen, waar de bloemen in dichte kluwens staan en waar slechts één enkele zaadknop in het vruchtbeginsel voorkomt, zooals bij Spinacia, mediane lengte-doorsneden te verkrijgen. Nadat het materiaal overgevoerd is tot in absoluten alcohol, vervangt men dezen door alcohol, waarin 1 à 2 % eosine is opgelost, zoodat alle bloemen hierdoor in hun geheel worden gekleurd. Dan trekt men met absoluten alcohol de kleurstof weer zooveel mogelijk uit, voert over in chloroform en paraffine en bij het gieten der paraffine-blokken praepareert men de jongste bloemstadien, die nu, dank zij de roode kleur, zeer goed zichtbaar zijn, van elkander los. Zij plaatsen zich hierbij dikwerf zoo, dat men door parallel met den bodem van het porceleinen schaaltje te snijden, mediane doorsneden verkrijgt.

---

§ 2. *Technische bijzonderheden.*

Bij het onderzoek der praeparaten gebruikte ik steeds de apochromatische homogene immersie 2 m.M., num.

apertuur 1.30 m.M. van CARL ZEISS met de verschillende compensatie-oculairen. Daar in den regel het daglicht te zwak is bij het gebruik der sterkere oculairen, heb ik gewoonlijk met gasgloeilicht gewerkt, waarbij een glazen, met eene ammoniakale kopersulfaat-oplossing gevulde, bol als lichtfilter dienst deed.

Zooals ik reeds opgemerkt heb, levert Spinacia, vooral in de ontwikkeling van het stuifmeel, een bijzonder gunstig materiaal op voor het onderzoek der reductie-deeling. Daar de mannelijke bloeiwijzen in hun geheel gefixeerd en met den microtoom gesneden werden en dus jongere zoowel als oudere bloemen tegelijk getroffen werden, kwamen in één enkel praeparaat allerlei verschillende ontwikkelingstoestanden der stuifmeel-moedercellen voor. Ook bevinden zich de verschillende antheren eener zelfde bloem in verschillende stadiën van ontwikkeling en kunnen in één zelfde anthere boven en beneden andere toestanden voorkomen, die dan door alle overgangen met elkander verbonden zijn. In één praeparaat komen verder gewoonlijk, tengevolge van den grooten rijkdom der antheren aan pollen in elk dezer toestanden een zeer groot aantal moedercellen voor. Dit levert een duidelijk in het oog vallend voordeel op. Wanneer men éénzelfde stadium tegelijkertijd in een groot aantal moedercellen kan bestudeeren, zal men beter kunnen beoordeelen, wat tot het karakter van dat stadium behoort en zal men dus ook met grooter zekerheid die moedercellen voor zijne teekeningen kunnen uitkiezen, die dat bepaalde stadium het beste vertegenwoordigen.

Met het oog op het vergelijken der figuren ten opzichte van de grootte, was het van belang bij het ontwerpen van alle teekeningen dezelfde voorschriften in acht te nemen. Hier moge dus nog de

wijze van teekenen in bijzonderheden worden opgegeven.

Ik gebruikte een teekenapparaat volgens ABBE van ZEISS. Het teekenpapier lag op een hellend vlak, iets beneden de tafel van het microscoop, die er evenwijdig mede werd gesteld. Wanneer ik het compensatie-oculair 18 gebruikte, werd bij het teekenen de tubus tot 145 mM. uitgetrokken, daar aan het microscoop een revolver voorkwam en in dit geval de gebruikelijke tubus-lengte van 160 mM. verminderd moet worden met de 15 mM., die de revolver hoog is. Werd met de compensatie-oculairen 8 of 12 geteekend, dan moest daarvan het ringstuk worden weggenomen, ten gevolge waarvan de oculairen dieper in den tubus zakten. Deze werd daarom weer zooveel verder uitgetrokken, als de ringstukken breed waren. Daar ik verder opgemerkt heb, dat het een groot verschil maakt in de afmeting der teekeningen of de spiegel van het teekenapparaat iets meer of minder helt ten opzichte van het teekenpapier, heb ik er steeds voor gezorgd, dat de spiegel den grootst mogelijken hoek met het vlak van teekening maakte.

HOOFDSTUK III.

DE VERMEENDE APOGAMIE VAN SPINACIA.

§ 1. *Over het verband tusschen Apogamie en het aantal der Chromosomen.*

In den laatsten tijd heeft het zeer de aandacht getrokken, dat er tusschen apogamie en het aantal der chromosomen een verband schijnt te bestaan. Nu en dan komt bij verschillende soorten van eenzelfde geslacht of zelfs bij elementaire soorten van eenzelfde systematische soort een verschillend aantal chromosomen voor. Daarbij kan het zijn, dat één of meer vormen eener groep een dubbel zoo groot aantal chromosomen hebben, als de overige vertegenwoordigers dezer groep, maar ook kunnen bij de verschillende soorten andere getalsverhoudingen optreden. In het eerste geval pleegt men thans wel aan te nemen, dat eene lengtesplitsing der chromosomen de oorzaak was van de verdubbeling; in het laatste geval is het niet onwaarschijnlijk, dat dwarsche doorsnoeringen bij de verandering van het aantal eene rol speelden.

Door verschillende schrijvers is er op gewezen, dat apogame planten zoo dikwijls door hooge aantallen van chromosomen uitmunten. In vele gevallen hebben de apogame soorten daarbij juist het dubbele aantal van dat der normaal-geslachtelijke verwanten. Het komt mij

nu voor, dat hier meer de nadruk op verdubbeling, dan wel op de absolute grootte van het aantal gelegd moet worden. Ik wil trachten, dit aan de hand der bekende voorbeelden aan te toonen. De gevallen, die in aanmerking komen, om hier te worden genoemd, zijn in de eerste plaats Antennaria, Alchemilla, Thalictrum, Taraxacum, Rosa en Hieracium en in de tweede plaats Wikstroemia en verschillende varens. Het is wenschelijk, elk dezer voorbeelden met de noodige bijzonderheden te schetsen.

Antennaria dioica is normaal geslachtelijk. Bij de vegetatieve deelingen treden 24 chromosomen op. De reductie-deeling is normaal. De embryozak-moedercel vormt eene normale tetrade en uit de meest basale van de vier cellen ontstaat de embryozak. Daarentegen vindt JUEL[1]) bij de eveneens dioecische A. alpina ongeveer 50 chromosomen en eene apogameontwikkeling van het embryo. De mannelijke planten zijn zeer zeldzaam en vertoonen eene degeneratie van het pollen. Bij de vrouwelijke planten ontwikkelt zich de embryozak-moedercel rechtstreeks tot den embryozak. Hierin hebben echter alle kernen hetzelfde aantal chromosomen als de vegetatieve kernen van de moederplant, omdat de kern van de embryozak-moedercel zich, hoewel zij het synapsis-stadium doorloopt, toch zonder reductie deelt.

Hetzelfde zien wij bij het geslacht Alchemilla[2]).

---

[1]) O. JUEL. *Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria.* Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 33, No. 5, 1900, p. 22 en 36.

[2]) SV. MURBECK. *Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla.* Lunds Univ. Arsskrift, Bd. 36, Afd. 2, No. 7, 1901.

E. STRASBURGER. *Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, Heft 1, p. 88—164.

Alchemilla arvensis heeft normaal stuifmeel en kan slechts na bevruchting zaden ontwikkelen. Bij de vegetatieve deelingen komen 32 chromosomen voor en in de kernen der pollen-moedercellen zijn duidelijk 16 paren te tellen. Daartegenover staat, dat alle zoogenaamde Eualchemillen in hunne vegetatieve deelingen 64 chromosomen vertoonen en in verband daarmede 32 paren in de pollen-moedercellen. Voor het grootste gedeelte nu zijn de Eualchemillen apogaam: op de synapsis volgt hier niet het stadium der diakinese, maar de deeling wordt eene vegetatieve, zoodat ook de kernen van den embryozak 64 chromosomen bevatten. Slechts enkele subnivale Eualchemillen vormen eene uitzondering en hebben de reductie-deeling in de pollen- en embryozak-moedercellen behouden. Het stuifmeel is hier normaal, bevruchting is noodzakelijk en het ontstaan van bastaarden mogelijk.

Een belangrijk geval vindt men bij het geslacht Thalictrum. OVERTON [1]) deelt mede, dat bij bepaalde soorten, zooals bijv. Thalictrum minus, die niet apogaam is, het gereduceerde aantal chromosomen 12 en het vegetatieve aantal dus 24 is. Deze getallen zijn dubbel zoo groot bij Th. purpurascens, voor welke door OVERTON [2]) apogamie beschreven is. Thalictrum purpurascens is evenals Thalictrum dioicum dioecisch en brengt goed kiembaar stuifmeel voort. Maar terwijl nu Thalictrum dioicum ook in andere opzichten normaal is, vertoonen de vrouwelijke planten van Th. purpurascens eene afwijking. Slechts een deel

---

[1]) J. B. OVERTON. *Organization of nuclei in pollenmothercells.* Annals of Bot., XXIII, No. LXXXIX, Jan. 1909.

[2]) J. B. OVERTON. *Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, p. 274—283.

der bloemen heeft hier de gewone reductie-deeling; maar in de overige doorloopen de embryozak-moedercellen slechts de prophase dezer deeling. Dan verandert de deeling weer in eene vegetatieve. De vorming van den embryozak geschiedt verder geheel op de gewone wijze; slechts vertoonen de kernen dubbel zooveel chromosomen, als er in zouden voorkomen, wanneer de reductie-deeling een normaal verloop had gehad.

Voor Taraxacum werd de apogamie ontdekt door RAUNKIAER[1]). Door castratie-proeven met 12 verschillende vormen kwam deze onderzoeker tot de conclusie, dat wel alle soorten van Taraxacum apogaam zouden zijn. Daarop toonden MURBECK[2]) en KIRCHNER[3]) voor eenige soorten van Taraxacum aan, dat werkelijk de eicel zonder bevruchting tot embryo wordt en vond JUEL[4]), dat haar kern het vegetatieve aantal chromosomen bevat. JUEL beschrijft, dat de kern in de embryozak-moedercel de prophase der reductie-deeling doorloopt tot na het synapsis-stadium, zelfs tot aan de diakinese. Dan verandert de deeling weer van aard en krijgen de beide dochterkernen toch ieder het vegetatieve aantal chromosomen. Deeling in twee dochtercellen heeft plaats, waarvan dan de onderste tot embryozak wordt. Het stuifmeel is bij de meeste soorten steriel; bij een enkelen vorm bestaat echter reductie-deeling en treedt het

---

[1]) C. RAUNKIAER. *Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte*. Botan. Tidsskr., Bd. 25, 1903, p. 109—140.

[2]) SV. MURBECK. *Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium*. Botan. Notiser, 1904.

[3]) O. KIRCHNER. *Parthenogenesis bei Blütenpflanzen*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, p. (83)—(97).

[4]) O. JUEL. *Die Tetradenteilung in der Samenanlage von Taraxacum*. Arkiv f. Bot., Bd. 2, No. 4, 1904.

O. JUEL. *Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen*. Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 39, No. 4, 1905.

generatieve aantal der chromosomen 12—13 op; het vegetatieve is 26. Voor korten tijd is nu eene mededeeling van ROSENBERG [1]) verschenen, waarin hij aangeeft, dat bij Tar. confertum eene typische tetraden-deeling van de embryozak-moedercel plaats heeft. Daarbij wordt de onderste cel der tetrade tot embryozak. Ook bij het ontstaan van het pollen treedt reductie op. Bij deze soort zijn nu in de diakinese 8 paren van chromosomen te zien. Het vegetatieve aantal is dus 16, het generatieve 8.

Bevruchting is nog niet aangetoond, maar waarschijnlijk. Volgens VON HANDEL-MAZETTI [2]) toch komen bij het geslacht Taraxacum bastaarden voor. Ook hier zouden dus de apogame soorten zich door een ongeveer dubbel zoo groot aantal chromosomen van de geslachtelijke onderscheiden.

Hetzelfde schijnt bij het geslacht Rosa het geval te zijn. STRASBURGER [3]) onderzocht verschillende soorten, zooals Rosa livida, R. cinnamomea, R. canina en vond voor het haploide aantal der chromosomen het getal 8, voor het diploide 16. In den laatsten tijd is nu echter ook bij dit geslacht apogamie bekend geworden. LUNDSTRÖM [4]) verkreeg, bijv., bij Rosa glauca Afzeliana Fr. var. dilatans At. na castratie zaden met goed ontwikkelde embryonen. Deze vorm en eene eveneens vermoedelijk apogame variëteit van Rosa canina werden nu door ROSENBERG [5])

---

[1]) O. ROSENBERG. *Ueber die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa.* Svensk bot. Tidskr., III, 1909, Heft 2, 150—162, 7 Fig. im Text.

[2]) H. VON HANDEL-MAZETTI. *Monographie der Gattung Taraxacum.* Leipzig u. Wien, 1907.

[3]) l. c.

[4]) E. LUNDSTRÖM. *Kastreringsförsök med Rosa-former.* Svensk bot. Tidskr., III, 1909, Heft 1, (15).

[5]) l. c.

cytologisch bestudeerd. Voor het diploide aantal vindt deze onderzoeker hier 33 of 34, dus het dubbele van het aantal, dat door STRASBURGER bij normale soorten werd aangetroffen. Bij de reductie-deeling van het stuifmeel nam ROSENBERG eigenaardige verschijnselen waar. Men zou verwachten 16 of 17 paren van chromosomen te zien. Dit is echter niet het geval. In den aequator van de eerste deeling vindt men meestal 7 bivalente chromosomen, terwijl er 20 univalente meer verspreid liggen. Evenals bij den bastaard van Drosera longifolia met D. rotundifolia blijft een deel dezer laatsten bij het vormen der dochterkernen in de nabijheid van het aequatorvlak achter en doet daar zoogenoemde dwergkernen ontstaan. Bij de tweede deeling ontstaan dan weer zulke dwergkernen. Tengevolge daarvan worden uit één moedercel vele stuifmeelkorrels gevormd, die echter volkomen steriel zijn. Het komt mij niet onwaarschijnlijk voor, dat dit eigenaardige gedrag der chromosomen met eene bastaardnatuur der genoemde variëteiten van rozen in verband staat.

Als laatste voorbeeld van geslachten van Angiospermen, waarin één of meer apogame vormen voorkomen, die zich door een dubbel aantal chromosomen van de geslachtelijke soorten onderscheiden, kan Hieracium genoemd worden. Hierover bestaan talrijke mededeelingen van RAUNKIAER, OSTENFELD, MURBECK e. a.. Cytologisch belangrijk zijn vooral die van JUEL en ROSENBERG [1]).

---

[1]) O. JUEL. *Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen.* Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 39, No. 4, 1905.

O. ROSENBERG. *Ueber die Embryobildung in der Gattung Hieracium.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, 1906, p. 157—161.

O. ROSENBERG. *Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium.* Bot. Tidsskr., Bd. 28, 1907, p. 143—170.

Bij Hieracium umbellatum en H. Auricula, die eene normale bevruchting hebben, is het generatieve aantal der chromosomen 9, het vegetatieve 18. Bij de eveneens sexueele H. venosum zijn die getallen 7 en 14. Bij H. excellens zijn zij echter 17 en 34. Deze soort is nu wel is waar in staat normale embryozakken voort te brengen, maar meestal ontstaan deze apospoor of ook op zoodanige wijze, dat de embryozak-moedercel zich zonder reductie in twee cellen deelt, van welke dan de onderste tot embryozak wordt. Nog grooter aantallen, nl. 21 en 42, werden bij H. flagellare aangetroffen. Ook deze soort brengt in zeldzame gevallen met reductie normale embryozakken voort, maar meestal ontstaan deze apospoor en zonder reductie.

Bij verschillende geslachten van Angiospermen gaat dus de mogelijkheid langs apogamen weg zaden tot ontwikkeling te brengen gepaard met een dubbel zoo groot aantal chromosomen, als bij zeer nauw verwante geslachtelijke soorten voorkomt. Niet onwaarschijnlijk is het, dat hetzelfde bij verschillende apogame varens het geval is. Bij Polypodiaceae wordt dikwerf waargenomen, dat langs aposporen weg prothalliën kunnen ontstaan, die dan hetzelfde aantal chromosomen hebben als de sporophyt. Die prothalliën kunnen dan weer een sporophyt met hetzelfde aantal chromosomen voortbrengen, hetzij uit de eicel van een onbevrucht archegonium, hetzij uit andere cellen. Terwijl nu bij de Polypodiaceae het meest voorkomende vegetatieve aantal der chromosomen 64 bedraagt, is dit aantal bij de apogame soorten meestal veel hooger. Misschien is dit, tenminste in sommige gevallen, aan eene voorafgegane verdubbeling toe te schrijven.

Ten slotte kan ik er nog op wijzen, dat ook bij

Wikstroemia indica apogamie is aangetoond [1]), en dat deze plant zich door een bijzonder hoog aantal chromosomen onderscheidt. Het generatieve aantal is nl. 26, het vegetatieve 52. STRASBURGER [2]) telde bij twee andere geslachten van Thymelaeaceae, nl. Daphne en Gnidia, in de diakinese en in de kernplaat der eerste deeling in pollen-moedercellen slechts 9 paren. Ten opzichte van deze ten minste is dus het aantal der chromosomen van Wikstroemia indica meer dan dubbel zoo groot.

Het is nu echter volstrekt niet noodzakelijk, dat met apogamie steeds eene verdubbeling van het aantal chromosomen gepaard gaat. Dit bewijzen enkele geslachten, waarin soorten met apogamie voorkomen, die zich niet door een grooter aantal chromosomen van hunne verwanten onderscheiden of die zelfs in het oog loopend weinig chromosomen hebben.

Een goed voorbeeld hiervan geeft ons Marsilia. In dit geslacht hebben de meeste soorten eene normale generatie-wisseling en vindt men in de kernen van den gametophyt 16, in die van den sporophyt 32 chromosomen. Bij Marsilia Drummondii komt echter volgens STRASBURGER [3]) apogamie voor. Hier verloopt de sporevorming uiterlijk geheel normaal, maar toch heeft er geen reductie-deeling plaats. De kernen der

---

[1]) HANS WINKLER. *Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY., Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, 2e série. vol. V, 1906, p. 208—276.

E. STRASBURGER. *Die Apogamie von Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY, *und das Verhalten der normalgeschlechtlichen Thymeläaceen*, in Histol. Beitr. Heft VII, p. 47—87. Jena, Gustav Fischer, 1909.

[2]) STRASBURGER. l. c., p. 73 en 74.

[3]) E. STRASBURGER. *Apogamie bei Marsilia.* Flora, Bd. 97, 1907, p. 123—191.

spore-moedercellen doorloopen wel nog de prophase dezer deeling tot na het synapsis-stadium. Maar daarna verandert de deeling weer van aard en ontbreekt het stadium der diakinese, waarin de chromosomen gepaard aan den kernwand plegen te liggen. Deze blijven integendeel gescheiden en de deeling vindt zonder reductie plaats. Het prothallium, dat uit de macrospore ontstaat, bevat dus het vegetatieve aantal chromosomen, dat hier evenals bij andere soorten van Marsilia 32 is, en hetzelfde aantal wordt in het embryo aangetroffen, dat zonder bevruchting uit eene eicel met 32 chromosomen zijn oorsprong neemt.

Een tweede voorbeeld levert het geslacht Rumex, waarin, bij de verschillende soorten, een wisselend aantal chromosomen wordt aangetroffen. Evenwel niet zoo, dat slechts één of meer soorten dubbel zooveel chromosomen zouden hebben als de overige, maar ten deele ook in andere verhoudingen. Bij Rumex Acetosa L., R. hispanicus Koch, R. arifolius All. en R. nivalis Hegetschw. vindt Roth[1]) bijv. voor het generatieve aantal 8. Bij R. scutatus L. vindt hij hiervoor 12. Bij R. Acetosella L. zijn in de diakinese 16 paren te tellen, dus is het aantal hier tweemaal zoo groot, als bij de vier eerstgenoemde soorten. Roth zegt echter, dat de chromosomen daarbij ook slechts half zoo groot zijn[2]), hetgeen het vermoeden doet ontstaan, dat de vermeerdering van hun aantal hier aan dwarsche doorsnoeringen en niet aan eene overlangsche splitsing toegeschreven moet worden. Tot eene beslissing omtrent deze

---

[1]) Franz Roth. *Die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung Rumex.* Diss. Bonn. 1907. Verh. d. Naturh. Ver. der Pr. Reinl. und Westf., 63, 1906, p. 327.

[2]) l. c., p. 339.

vraag zou men echter eerst kunnen komen door het bestudeeren van de reductie-verschijnselen van een bastaard van R. Acetosella L. met een der bovengenoemde soorten, die 8 chromosomen in hun kiemcellen voeren. In dezen bastaard zouden 12 chromosomen te verwachten zijn. Volgens FOCKE [1]) ontbreken echter bij de dioecische Rumex-soorten bastaarden en het is aan ROTH dan ook niet mogen gelukken er een te verkrijgen. De genoemde soorten behooren alle tot de sectie Acetosa TOURNEF. Bij R. cordifolius, die tot de groep Lapathum TOURNEF. behoort, trof ROTH het generatieve aantal 20 aan. Ook hier zegt hij, dat de chromosomen in verhouding tot de dikte korter zijn, dan bij de zooeven genoemde soorten.

Bij de vijf eerste soorten nu heeft ROTH apogamie aangetoond. Wanneer men vrouwelijke planten isoleert, blijkt een deel der bloemen in staat te zijn zonder bevruchting zaden te ontwikkelen. Daar juist deze soorten zich door betrekkelijk weinig chromosomen onderscheiden en zij er ook minder hebben dan andere soorten van hetzelfde geslacht, mag men aannemen, dat ook hier de apogamie niet met eene verdubbeling van het aantal chromosomen samengaat.

Omgekeerd behoeft nu ook eene verdubbeling van het aantal chromosomen volstrekt niet met apogamie verbonden te zijn. Verschillende voorbeelden zijn te noemen van soorten, die zich door een dubbel zoo groot aantal chromosomen van nauw verwante soorten onderscheiden, en bij welke toch geen apogamie is aangetoond. Hier kan op enkele subnivale Eualchemillen worden gewezen, die normaal geslachtelijk bleven en daarbij

---

[1]) FOCKE. *Die Pflanzenmischlinge*. Berlin, 1881, p. 346.

evenals de apogame Eualchemillen een verdubbeld aantal chromosomen hebben. Een zeer bekend voorbeeld vindt men ook bij het geslacht Drosera. ROSENBERG beschrijft [1]), dat in de rustende, somatische kernen van D. longifolia 40, in die van D. rotundifolia slechts 20 prochromosomen [2]) zichtbaar zijn. Wanneer de kernen zich gaan deelen, groeien deze prochromosomen tot chromosomen aan, waarvan er dus bij Drosera longifolia 40, bij Drosera rotundifolia 20 in de vegetatieve deelingen optreden. Bij beide soorten vindt de reductiedeeling normaal plaats. In de prophase dezer deeling is waar te nemen, dat de prochromosomen zich in paren vereenigen. ROSENBERG heeft nu de meening geuit, dat de kernen van D. longifolia 2 gelijkwaardige stellen van chromosomen bevatten, maar dat daarentegen in de kernen van D. rotundifolia slechts 1 stel aanwezig is, m. a. w. dat bij D. longifolia elke erfelijke eigenschap in de kernen 4 maal vertegenwoordigd is, terwijl dat bij D. rotundifolia slechts 2 maal het geval zou zijn. Hij leidt dit uit waarnemingen aan D. obovata, den bastaard van D. longifolia met D. rotundifolia, af. Bij dezen kunnen in de rustende vegetatieve kernen 30 prochromosomen geteld worden. Deze vertoonen vooral in de archespoorcellen vaak eene

---

[1]) In talrijke verhandelingen, o. a. in:

O. ROSENBERG. *Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21, 1903, p. 111.

O. ROSENBERG. *Erblichkeitsgesetze und Chromosomen.* Botaniska Studier tillägnade F. R. Kjellman, Uppsala, 1906.

O. ROSENBERG. *Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia.* Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 43, 1909, No. 11, p. 1—63. (Hierin eene samenvatting van de resultaten, door hem in den loop der jaren bij zijne Drosera-onderzoekingen bereikt).

[2]) Onder prochromosoom wordt dat deel van een chromosoom verstaan, dat bij het intreden van het rust-stadium zichtbaar is gebleven.

duidelijke rangschikking in paren en wel zoo, dat 9 of 10 paren van prochromosomen en evenzooveel geïsoleerd liggende prochromosomen waargenomen worden. Dezelfde rangschikking in paren treedt bij de reductiedeeling in de pollen-moedercellen op. In verband daarmede vindt men in de kernplaat van de heterotype deeling 10 paren van chromosomen en 10 geïsoleerde chromosomen. Bij de genoemde deeling gaan dan de 10 paren op de gewone wijze naar de polen uiteen. De 10 geïsoleerde chromosomen echter gedragen zich onregelmatig. Het schijnt van het toeval af te hangen, of zij zich naar de eene of naar de andere pool begeven. Somtijds blijven er zelfs enkelen in het aequatorvlak achter. Het aantal der chromosomen in de dochterkernen is daardoor verschillend; het varieert van 11 tot 18, maar 13 en 16 zijn de meest voorkomende aantallen.

Wanneer men nu bedenkt, dat de bastaard ontstaan moet zijn door de versmelting van eene kern van D. rotundifolia met 10 chromosomen met eene kern van D. longifolia met 20 chromosomen, dan wordt de voorstelling van ROSENBERG zeer waarschijnlijk, dat de 10 paren zich vormden door het samenkomen van de 10 chromosomen van D. rotundifolia met 10 van die van D. longifolia, terwijl de 10 overige chromosomen van D. longifolia geïsoleerd bleven [1]).

Daaruit zou men kunnen besluiten tot de gelijkwaardigheid van één chromosoom van D. rotundifolia met één chromosoom van D. longifolia en niet met twee chromosomen van laatstgenoemde soort. Volgens deze

---

[1]) Ook wanneer de 10 paren zouden ontstaan, doordat de 20 longifolia-chromosomen zich paarsgewijze tegen elkander legden, zou dat bewijzen, dat in de longifolia-kernen 2 gelijkwaardige stellen van chromosomen aanwezig zijn.

opvatting zouden in de kernen van D. longifolia twee gelijkwaardige stellen van chromosomen voorkomen, en dit zou het gevolg van eene overlangsche splitsing moeten zijn. Wanneer deze ingetreden is, moet echter in het midden gelaten worden. Niet onwaarschijnlijk is het, dat de besproken verdubbeling bij het ontstaan van D. longifolia op dezelfde wijze tot stand kwam, als die bij het ontstaan van Oenothera gigas. Ook hier hebben wij een voorbeeld van eene soort, die niet apogaam is, en waarin toch dubbel zoo veel chromosomen voorkomen, als in de naaste verwanten. Hierop zal ik echter in de laatste § van dit hoofdstuk nader ingaan.

In verband met eene opmerking van GATES[1]) zou hier ook nog een varen genoemd kunnen worden als voorbeeld van eene plant, die van een verdubbeld aantal chromosomen voorzien is en toch eene normale generatie-wisseling heeft.

GATES wijst er nl. op, dat YAMANOUCHI[2]) bij Nephrodium molle, een varen met normale generatiewisseling, 128 of 132 chromosomen in de vegetatieve kernen heeft aangetroffen. Dit aantal is buitengewoon groot en het dubbele van dat, hetwelk gewoonlijk bij Polypodiaceae voorkomt. Daaruit zou men het vermoeden kunnen opvatten, dat deze Nephrodium molle een verdubbeld aantal chromosomen in zijne kernen voert. Daarbij komt nu nog, dat YAMANOUCHI somtijds uit eene prothalliumcel zonder bevruchting een sporophyt zag ontstaan, die dus slechts 64 of 66 chromosomen in zijne kernen bevatte, evenals het prothallium zelf.

---

[1]) R. R. GATES. *The stature and chromosomes of Oenothera gigas* DE VRIES. Archiv für Zellforschung, Bd. 3, Heft 4, 1909, p. 546.

[2]) SH. YAMANOUCHI. *Apogamy in Nephrodium*. Bot. Gaz., Bd. 45, 1908, p. 289—318.

Wanneer het juist is, dat N. molle een verdubbeld aantal chromosomen bezit, zou dit dus een terugkeer naar het oorspronkelijke aantal beteekenen. GATES zegt dan ook: [1]) „This makes it probable, that a previous doubling had taken place in Nephrodium molle. This would explain, why a sporophyte can now be developed with 64 chromosomes, because it is a return to the original 2 x number."

Wanneer GATES' veronderstelling voor N. molle juist is, kan die m. i. ook tot andere soorten van varens worden uitgebreid. Bij Lastrea pseudo-mas, die eene volkomen normale generatie-wisseling heeft, is het diploide aantal der chromosomen 144, het haploide 72. Deze aantallen zijn weer buitengewoon hoog en de mogelijkheid bestaat, dat dit een gevolg van eene ver-verdubbeling is. Temeer daar eene variëteit bestaat, nl. Lastrea pseu-domas var. cristata apospora DRUERY, waarbij FARMER en DIGBY [2]) slechts 60 chromosomen telden. Zij beschrijven, dat de prothalliën hier apospoor worden gevormd en dat de sporophyt daaruit apogaam ontstaat. In alle kernen, zoowel van den gametophyt als van den sporophyt, blijft het aantal chromosomen constant 60. Daar dit tevens ongeveer het bij Polypodiaceae meest voorkomende vegetatieve aantal is, zouden wij dus in deze variëteit misschien nog een voorbeeld hebben van het voorkomen van apogamie zonder verdubbeling van het aantal chromosomen.

Vatten wij het in deze § behandelde te zamen, dan kunnen wij dus drie groepen van verschijnselen naast elkander stellen:

---

[1]) l. c., p. 546 en 547.

[2]) FARMER and DIGBY. *Studies in Apospory and Apogamy in Ferns.* Ann. of Bot., Bd. 21, 1907, p. 161—199.

1°. Verdubbeling van het aantal chromosomen samengaande met apogamie. Antennaria, Alchemilla, Thalictrum, Taraxacum, Rosa, Hieracium en misschien ook verschillende varens en Wikstroemia indica.

2°. Voorkomen van apogamie zonder verdubbeling van het aantal chromosomen.

Rumex, Marsilia, en misschien ook Lastrea pseudomas var. cristata apospora DRUERY.

3°. Voorkomen van een verdubbeld aantal chromosomen zonder apogamie. Eenige subnivale Eualchemillen, Drosera, Oenothera, misschien ook Nephrodium molle, Lastrea pseudomas e. a. [1]).

---

§ 2. *Komt bij Spinacia apogamie voor?*

Over de vraag, of Spinacia in staat is zonder bevruchting zaden tot ontwikkeling te brengen, zijn verschillende tegenstrijdige mededeelingen gedaan. Reeds CAMERARIUS isoleerde vrouwelijke planten van Cannabis, Mercurialis en Spinacia en vond, dat de

---

[1]) Tijdens het afdrukken van dit proefschrift verscheen eene verhandeling van STRASBURGER in de Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 47, Heft 3, 1910, getiteld: *Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen.* Elatostema sessile toont, ofschoon zij apogaam is, geen vermeerdering van het aantal chromosomen ten opzichte van de normaal geslachtelijke Urtica dioica. Bij beide soorten is het diploide aantal 32. Dit is een getal, dat voor Dicotylen als hoog kan gelden, en de mogelijkheid bestaat, dat bij geslachtelijke soorten van Elatostema minder chromosomen zullen worden aangetroffen. Wanneer dit niet het geval is, zou Elatostema sessile ook een voorbeeld zijn van apogamie zonder vermeerdering van het aantal chromosomen.

eerstgenoemde wel, de beide laatste echter niet in staat waren zonder bestuiving vrucht te zetten. Daarentegen deelt A. Braun [1]) mede, dat bij Spinacia oleracea volgens Lecoq, Spallanzani en Girou de Buzareinges „parthenogenese" zou voorkomen.

Is a priori iets te zeggen omtrent de waarschijnlijkheid van het voorkomen van apogamie bij Spinacia? Bij Cannabis en Mercurialis achtte Strasburger [2]) de kans, dat apogamie zou voorkomen, gering. In de eerste plaats, omdat deze planten eene groote hoeveelheid goed stuifmeel voortbrengen. Maar ook, omdat zoowel Cannabis als Mercurialis tot die Dicotylen behooren, welke zich door een gering aantal chromosomen kenmerken, „während doch apogame Dicotylen meist durch verhältnismäszig hohe Chromosomenzahlen ausgezeichnet sind" [3]). Bij Cannabis sativa telde Strasburger in de kernplaten der reductie-deeling 9 gemini, bij Mercurialis annua 7. In zijne onlangs verschenen verhandeling over „*Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen*" laat Strasburger zich ten opzichte van Urtica dioica op dezelfde wijze uit. „Die groszen Mengen Pollen, die von den männlichen Pflanzen der Urtica dioica erzeugt werden, machen von vornherein die Ooapogamie für diese Pflanzenart unwarscheinlich". Wel trof Strasburger bij Urtica dioica een belangrijk hooger aantal chromosomen aan, dan bij Cannabis en

---

[1]) A. Braun. *Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen.* Abh. der K. Ak. d. W. zu Berlin, 1856, p. 316.

[2]) E. Strasburger. *Cannabis und Mercurialis im Verdachte von „Parthenogenesis"*. Histol. Beitr. Heft VII, p. 22—40. Jena, Gustav Fischer, 1909.

[3]) l. c., p. 34.

[4]) Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 47, Heft 3, 1910, p. 265.

Mercurialis. In de diakinese waren als meest waarschijnlijk aantal 16 gemini te tellen.

Bij Spinacia nu vindt men eene zeer rijke productie van stuifmeel, terwijl ook storingen in de ontwikkeling er van, zooals die bij apogame planten zoo dikwijls worden aangetroffen, niet voorkomen. Verder is, zooals STRASBURGER medegedeeld heeft, het vegetatieve aantal chromosomen hier 12, het generatieve 6. Hierdoor wordt dus de waarschijnlijkheid, dat bij Spinacia apogamie zou voorkomen, gering. Toch bestond de mogelijkheid, dat misschien de eene of andere variëteit van Spinacia zich door een dubbel aantal chromosomen van de overigen zou onderscheiden en daarbij apogamie zou vertoonen. Daarom onderzocht ik de reductie-deeling in de pollenmoedercellen van de negen in het eerste hoofdstuk genoemde vormen. Bij allen bleek mij echter het vegetatieve aantal 12 voor te komen, zoodat, wanneer apogamie bij een of meer dezer variëteiten aanwezig zou zijn, deze zeker niet met een verdubbeld aantal chromosomen zou gepaard gaan. Maar zooals o. a. de door ROTH bestudeerde soorten van Rumex toonden, is het volstrekt niet noodzakelijk, dat dit het geval is. Ik had dus rekening te houden met de mogelijkheid, dat, al was de vorming van het stuifmeel bij al de door mij onderzochte variëteiten normaal en al was het aantal der chromosomen gering, toch misschien bij één of meer der variëteiten een grooter of kleiner gedeelte der bloemen in staat zou zijn zonder bevruchting zaden tot ontwikkeling te brengen. Daarom heb ik van elk der genoemde vormen een krachtig vrouwelijk exemplaar uitgekozen, in een pot gezet, en ver van de bedden met vrouwelijke en mannelijke individuen in eene fijne gazen kooi geïsoleerd. Verder merkte ik aan deze planten

de grens tusschen het gedeelte, waar de bloemen reeds geopend en dat, waar zij nog in knoptoestand waren. De aldus geïsoleerde individuen toonden, dat ook bij aanvankelijk gesloten bloemen de vruchtbeginsels eenigen tijd na het zichtbaar worden der stempels begonnen op te zwellen. De oorzaak daarvan was, dat in de vrouwelijke inflorescentiën hier en daar een enkele mannelijke bloem aanwezig was. Dit verschijnsel werd bij alle genoemde variëteiten, ook later op de bedden, waargenomen, bij de eene sterker dan bij de andere. PENZIG en MASTERS [1]) vermelden slechts, dat op de vrouwelijke planten van Spinacia hermaphrodiete bloemen worden aangetroffen, („ausnahmsweise", volgens Penzig). Bij mijne planten trof ik echter geen tweeslachtige bloemen aan. Steeds waren de bloemen met meeldraden zuiver mannelijk, met 4 perigoonslippen en 4 meeldraden, waarvan er 2 duidelijk verder in ontwikkeling waren dan de twee overige. Het bleek dus, dat geïsoleerde vrouwelijke planten van Spinacia in staat waren zich zelf te bestuiven, dank zij het hier en daar voorkomen van eene mannelijke bloem. Dit komt overeen met hetgeen door STRASBURGER voor Mercurialis annua [2]) en Urtica dioica [3]) is beschreven. Bij de laatste zijn mannelijke en hermaphrodiete bloemen op vrouwelijke planten vaak aan te treffen. Bij Mercurialis annua ontstonden eerst na meer dan vijf maanden aan de geïsoleerde vrouwelijke planten hier en daar mannelijke bloemen. Tegelijk daarmee begonnen ook de vrouwelijke

---

[1]) O. PENZIG, *Pflanzen-Teratologie* II, p. 261.
M. T. MASTERS, *Vegetable Teratology*, p. 197.

[2]) E. STRASBURGER. *Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis-annua Pflanzen.* Zeitschrift für Botanik, Bd. I, Heft 8, 1909.

[3]) l. c. 1910.

bloemen vrucht te zetten. Hier is dus het bewijs duidelijk geleverd, dat geen apogamie voorkomt, hetgeen bij Spinacia nog niet met volkomen zekerheid te zeggen is, daar reeds in den beginne mannelijke bloemen werden waargenomen. Het is in dit geval toch mogelijk, dat tegelijkertijd apogame en bestoven bloemen vrucht zetten. Dus is het ook niet uitgesloten, dat langs cytologischen weg aan te toonen zou zijn, dat in enkele bloemen eene ontwikkeling van het zaad zonder bevruchting mogelijk is. Toch is het waarschijnlijk, dat de oude mededeelingen omtrent „parthenogenese" daarop berusten, dat de onderzoekers, die er melding van maakten, eenige mannelijke bloemen op hunne geïsoleerde vrouwelijke planten over het hoofd gezien hebben.

De vrouwelijke bloemen van Spinacia staan, zooals bekend is, in eene dichasiale bloeiwijze, die tot een dicht kluwen is ineengedrongen. De mannelijke bloemen, die door de vrouwelijke planten worden voortgebracht, namen in de door mij onderzochte inflorescentiën steeds de plaats van vrouwelijke bloemen in. Zij komen zoowel op assen van hooger als van lager orde voor. Niet onmogelijk is het, dat zij ook wel accessorisch naast vrouwelijke bloemen kunnen ontstaan, ofschoon ik dit niet heb waargenomen. STRASBURGER zegt nl., dat bij Mercurialis annua mannelijke bloemen ook kunnen ontstaan als seriale bijknoppen in de oksels tusschen het loofblad en de vrouwelijke bloeiwijze en ook wel tusschen de laatste en de as. Verder heeft EICHLER [1]) bij het bestudeeren van de bloeiwijze der monoecische Atriplex litoralis en A. patula gevonden, dat het dichasium aan de toppen van zijne assen uitsluitend

---

1) EICHLER. *Blüthendiagramme*, II, p. 83.

mannelijke bloemen draagt, terwijl accessorisch onder de eindbloem van de hoofdas en eveneens onder die aan de assen der 1e, 2e en 3e orde vrouwelijke bloemen optreden.

Een belangwekkend verschijnsel, waarop ik nog wil wijzen, is, dat de zaden, door geïsoleerde vrouwelijke planten tengevolge van zelfbestuiving voortgebracht, steeds bijna uitsluitend vrouwelijke planten geven. BITTER [1]) en STRASBURGER [2]) deden deze ervaring op met Mercurialis annua. Bij deze soort nam STRASBURGER bovendien controleproeven. Geïsoleerde vrouwelijke planten werden bestoven met stuifmeel van mannelijke individuen. Uit de zaden ontstonden ongeveer evenveel mannelijke als vrouwelijke exemplaren. Werden dergelijke geïsoleerde vrouwelijke planten bestoven met het stuifmeel, dat zij zelf in enkele mannelijke bloemen voortbrachten, dan ontstonden bijna uitsluitend vrouwelijke individuen uit de zaden; slechts een enkel mannelijk exemplaar trad op. Toch waren de omstandigheden in deze beide proeven gelijk. STRASBURGER nam ook nog het volgende experiment. Geïsoleerde vrouwelijke planten werden met vreemd stuifmeel bestoven. Na het rijpen der vruchtjes werden deze weggenomen en uitgezaaid en nam hij waar, dat ongeveer evenveel mannelijke als vrouwelijke individuen ontstonden. De moederplanten werden verder geïsoleerd gehouden en brachten na eenigen tijd weer enkele mannelijke bloemen voort, waardoor zelfbestuiving intrad. De aldus gewonnen zaden gaven weer uitsluitend vrouwelijke individuen. Bij Urtica dioica heeft

---

1) GEORG BITTER. *Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von Mercurialis annua durch Isolation weiblicher Pflanzen.* Ber. d. D. Bot. Ges., 1909.

2) l. c. Zeitschr. f. Bot., 1909.

Strasburger [1]) hetzelfde aangetoond. Geïsoleerde vrouwelijke individuen gaven, door zelfbestuiving, uitsluitend vrouwelijke nakomelingen. Deze werden eveneens geïsoleerd gehouden en deden zoo eene derde generatie ontstaan, die ook geheel uit vrouwelijke individuen bestond. Deze bleken nu geen mannelijke bloemen meer voort te brengen en vermochten daardoor dan ook niet, zaden tot ontwikkeling te brengen.

Zeer waarschijnlijk is het, dat dezelfde waarneming ook bij Cannabis is gedaan. Krüger [2]) isoleerde vrouwelijke planten van Cannabis sativa en verkreeg daarvan zaden, die eene zuiver vrouwelijke nakomelingschap gaven. Hij meende, dat deze zaden langs apogamen weg gevormd waren, in welk geval het inderdaad niet te verwonderen zou zijn, dat er slechts vrouwelijke planten uit ontstonden. Strasburger is echter van oordeel, dat ook hier wel enkele mannelijke bloemen bevruchting tot stand gebracht zullen hebben. Wanneer zijne meening juist is, kan dus ook Cannabis hier als verder voorbeeld genoemd worden.

De toekomst zal moeten leeren wat de theoretische beteekenis is, die aan dit verschijnsel moet worden toegekend.

---

§ 3. *De chromosomen van Oenothera gigas.*

Een belangrijk voorbeeld van verdubbeling van het aantal chromosomen komt onder de mutanten van

---

[1]) l. c. 1910.

[2]) W. Krüger. *Ueber ungeschlechtliche Fortpflanzung und das Entstehen weiblicher Individuen durch Samen ohne Befruchtung bei Mercurialis annua und anderen diöcischen Pflanzen.* Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, p. 333.

Oenothera Lamarckiana voor en wel bij Oenothera gigas. Vooral daarom is het belangwekkend, omdat men het tijdstip kent, waarop die verdubbeling moet zijn ingetreden. Daar voor dit geval echter eene van de andere voorbeelden afwijkende verklaring gegeven is, acht ik het wenschelijk, het hier afzonderlijk te bespreken.

Gates neemt nl. aan, dat hier de verdubbeling niet op eene mutatie berust, maar op een „incident", en dat zij de oorzaak van de verschillen in den bouw tusschen O. gigas en O. Lamarckiana is.[1])

Gaan wij eerst de feiten na.

Blijkens de onderzoekingen van Gates[2]), Miss Lutz[3]) en Geerts[4]) komen bij O. Lamarckiana bij de vegetatieve deelingen 14 chromosomen voor, evenals dit bij andere soorten van dit geslacht het geval is, zooals bij Oenothera biennis, waar Gates[5]) 14 chromosomen vond en O. grandiflora, waar Bradley Moore Davis[6]) tot hetzelfde resultaat kwam. Ook voor de uit O. Lamarckiana ontstane mutanten is

---

[1]) R. R. Gates. *The stature and chromosomes of Oenothera gigas* De Vries. Archiv für Zellforschung, Bd. 3, Heft 4, 1909, p. 549.

[2]) R. R. Gates. *Hybridization and germcells of Oenothera mutants.* Bot. Gaz., Bd. 44, p. 1—21, 1907.

[3]) Anne M. Lutz. *Apreliminary note on the chromosomes of Oenothera Lamarckiana and one of its mutants O. gigas.* Science, N. S., Vol. 26, p.151—152, Aug. 1907.

[4]) J. M. Geerts. *Ueber die Zahl der Chromosomen von Oenothera Lamarckiana.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 25, p. 191—195, 1907 en Bd. 26*a*, p. 608, 1908.

[5]) R. R. Gates. *Further studies of Oenotheran cytology.* Science, N. S., Vol. 29, p. 269, Febr. 1909.

[6]) Bradley Moore Davis. *Cytological studies on Oenothera. I. Pollendevelopment of Oenothera grandiflora.* Annals of Botany, Vol. XXIII, N⁰. XCII, October 1909.

14 het gewone aantal. Dit telde GATES bijv. bij O. lata[1]), O. rubrinervis[2]), O. laevifolia[3]) en O. nanella[4]). Miss LUTZ vond hetzelfde cijfer voor O. oblonga, O. albida en O. nanella[5]). Op dezen regel maakt nu O. gigas eene uitzondering. Deze is in 1895 als mutant in de culturen van DE VRIES opgetreden uit in 1891 door zelfbestuiving gewonnen zaad van O. Lamarckiana. Miss LUTZ[6]) onderzocht de worteltoppen en vond, dat bij de vegetatieve deelingen 28 (soms ook wel 29) chromosomen aanwezig zijn, hetgeen door GATES[7]), die de pollen-moedercellen bestudeerde, bevestigd werd. O. gigas is dus van de moedersoort en de overige mutanten door een dubbel zoo groot aantal chromosomen onderscheiden.

In zijne jongste publicatie deelt GATES[8]) nog mede, dat de reductie-deeling bij O. gigas geheel normaal verloopt. Slechts kan het een enkelen keer gebeuren, dat een chromosoom zich in de spoel van de eerste deeling naar de verkeerde pool begeeft. Dit is door hem ook voor andere mutanten beschreven. Het is de vraag of eene moedercel, waarin eene dergelijke onregelmatigheid plaats grijpt, in staat zou zijn normale

---

1) R. R. GATES. *Pollendevelopment in hybrids of O. lata × O. Lamarckiana, and its relation to mutation.* Bot. Gaz., Bd. 43, p. 81—115, 1907.

2) R. R. GATES. *A study of reduction in Oenothera rubrinervis.* Bot. Gaz., Bd. 46, p. 1—34, July, 1908.

3) R. R. GATES. l. c., Science, Febr. 1909.

4) R. R. GATES. *The chromosomes of Oenothera.* Science, N. S., Vol. 27, p. 193—195, Jan. 1908.

5) ANNE M. LUTZ. *Chromosomes of the somatic cells of the Oenotheras.* Science, N. S., Vol. 27, p. 335, Febr. 1908.

6) ANNE M. LUTZ. l. c., Science, Aug. 1907.

7) R. R. GATES. l. c., Science, Jan. 1908.

8) R. R. GATES. *The stature and chromosomes of Oenothera gigas* DE VRIES. Archiv für Zellforschung, Bd. 3, Heft 4, 1909.

pollenkorrels voort te brengen. Misschien zouden deze steriel worden. Is het eerste het geval en zijn dus pollenkorrels bestaanbaar, die één chromosoom meer of minder bevatten, dan zouden daaruit misschien sommige der waargenomen afwijkingen kunnen verklaard worden. Miss LUTZ [1]) telde bij enkele individuen van O. lata, O. oblonga, O. nanella en O. albida in de door haar onderzochte worteltoppen 15 chromosomen, dus één chromosoom meer dan gewoonlijk. Aan den anderen kant trof GATES [2]) onder bastaarden van O. lata met O. gigas eenmaal een exemplaar aan, dat 20 in plaats van de verwachte 21 chromosomen in zijne kernen voerde.

In verband met deze feiten kunnen wij ons nu de volgende drie vragen voorleggen.

1e. Hoe heeft de verdubbeling der chromosomen plaats gevonden?

2^e^. Waar en door welke oorzaak is zij ingetreden? Is dit gebeurd door een „incident", zooals GATES wil, of is het een verschijnsel van mutatie?

3^e^. Mag men de verschillen tusschen O. gigas en O. Lamarckiana beschouwen als gevolgen van die verdubbeling, zooals GATES meent? M. a. w. zijn in de kernen van O. gigas dezelfde eigenschappen vertegenwoordigd, als in die van O. Lamarckiana, alleen in dubbelen getale? Of moeten de verschillen tusschen beide soorten verklaard worden als gevolgen van dezelfde mutatie, waardoor ook de verdubbeling van het aantal chromosomen plaats greep?

Op de eerste vraag kan het antwoord kort zijn. Na wat

---

[1]) ANNE M. LUTZ. l. c., Science, Febr. 1908.

[2]) R. R. GATES. *The behavior of the chromosomes in Oenothera lata × O. gigas.* Bot. Gaz., Vol. XLVIII, No. 3, Sept. 1909.

wij in § 1 van dit hoofdstuk omtrent Drosera longifolia hebben gezien, is het zeer waarschijnlijk, dat ook bij O. gigas de verdubbeling der chromosomen door eene lengtesplitsing ontstond, te meer omdat GATES [1]) beschrijft, dat er geen verschil in grootte bestaat tusschen de chromosomen van O. gigas en die van O. Lamarckiana. ROSENBERG kwam bij Drosera longifolia tot deze meening door het bestudeeren der reductie-verschijnselen van den bastaard tusschen deze plant en D. rotundifolia. Van groot belang is het dus, te weten, hoe de chromosomen zich gedragen bij de reductie-deeling van een bastaard van O. gigas met eene andere Oenothera-soort, die bij de vegetatieve deelingen slechts 14 chromosomen toont. Door GATES werd de reductie-deeling van planten uit de kruising O. lata × gigas [2]) bestudeerd [3]). Hij vond, dat bij individuen met 21 chromosomen er meestal 10 naar de eene pool en 11 naar de andere gaan, soms echter ook 9 naar de eene en 12 naar de andere. Bij het eenige individu met 20 chromosomen, uit deze kruising ontstaan, zag hij, dat elke dochterkern in den regel 10 chromosomen kreeg; soms echter kreeg de eene er 9, de andere 11. GATES zegt nu: The 10—11 segregation of chromosomes in the formation of the germ cells of this hybrid shows that there is not here a pairing and separation of homologous chromosomes of maternal and paternal origin, but that the segregation tends to be into two numerically equal groups." Het komt mij voor, dat zijne laatste veronderstelling tot 7 van de 21 chromosomen beperkt kan worden.

---

[1]) R. R. GATES. l. c., Bot. Gaz., Sept. 1909.

[2]) Over deze bastaarden zie: HUGO DE VRIES. *Bastarde von Oenothera gigas.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXVIa, Heft 10, 1908.

[3]) R. R. GATES. l. c., Bot. Gaz., Sept. 1909.

Wanneer men nl. aanneemt, analoog met hetgeen door ROSENBERG voor den bastaard Drosera obovata beschreven is, dat van de 14 overige chromosomen er 7 van de moederplant O. lata, en 7 van den vader O. gigas afstammen, dan zouden deze 14 op de gewone wijze kunnen paren en uiteengaan. Omtrent de overblijvende 7 gigas-chromosomen zou men dan moeten aannemen, dat zij zonder paring zóó over de beide dochterkernen van de heterotype deeling verdeeld worden, dat in den regel de eene er 3 en de andere 4 krijgt. Men zou deze 7 chromosomen extra-chromosomen kunnen noemen. Zij vormen een stel, dat gelijkwaardig is met dat van de andere 7 chromosomen, die zich met de 7 lata-chromosomen paren.

Wij komen nu tot de tweede vraag: waar is de verdubbeling ingetreden en door welke oorzaak?

Twee mogelijkheden doen zich hier voor. Oenothera gigas ontstond in het jaar 1891 als zaad, door bestuiving van eene eicel van O. Lamarckiana met eene stuifmeelkorrel van dezelfde soort. Het is nu mogelijk, dat vóór de bevruchting zoowel in de mannelijke als in de vrouwelijke geslachtskern een verdubbeld aantal chromosomen voorhanden was. Maar ook is het mogelijk dat de verdubbeling na de bevruchting intrad. GATES acht de laatste mogelijkheid de meest waarschijnlijke. Hij meent, dat kort na de bevruchting, hetzij reeds in de eicel, hetzij later in het jonge embryo eene cel- en kerndeeling onvoltooid moet gebleven zijn, terwijl toch de chromosomen zich reeds in de lengte gedeeld hadden. Daardoor zou eene plant met het dubbele aantal chromosomen ontstaan zijn. De verdubbeling beschouwt hij als eene toevallige gebeurtenis. Aan het slot van zijne

verhandeling [1]) zegt hij: „It appears to be rather of the nature of an incident among evolutionary phenomena". Dit komt mij voor eene eenigszins afwijkende voorstelling te zijn. Volgens de gangbare opvattingen toch, moet de verdubbeling van het aantal chromosomen even goed als elke andere nieuwe eigenschap van mutatieven aard zijn. Wanneer eene eicel en eene stuifmeelkorrel van O. Lamarckiana zijn samengetroffen, zal er in de bevruchte eicel geen verdubbeling van het aantal chromosomen kunnen optreden, wanneer niet minstens één der kiemcellen de eigenschap daartoe meebracht, dus gemuteerd was. Maar dan zou het meer voor de hand liggen aan te nemen, dat deze gemuteerde kiemcel zelve reeds door het muteeren het vermogen verkregen had, het aantal harer chromosomen te verdubbelen.

Het is dus het meest waarschijnlijk, dat O. gigas door het samentreffen van twee kiemcellen ontstond, die beide tengevolge van een mutatieverschijnsel reeds een dubbel zoo groot aantal chromosomen in hunne kernen voerden, als zij onder gewone omstandigheden gehad zouden hebben.

Is dit in overeenkomst met de heerschende voorstellingen omtrent het ontstaan van mutanten? DE VRIES [2]) heeft als zijne meening geuit, dat aan het optreden van een mutant een muteeren van eicellen of pollenkorrels van de moederplant moet voorafgaan. En daar gemuteerde eicellen en stuifmeelkorrels blijkbaar zeer zeldzaam voorkomen is de kans, dat twee in gelijken zin gemuteerde kiemcellen elkander zullen bevruchten zoo gering, dat men daarvan in de meeste gevallen kan afzien. Hij

---

[1]) R. R. GATES. l. c., Archiv für Zellforschung, 1909, p. 549.

[2]) HUGO DE VRIES. *Die Mutationstheorie.* Bd. II, 1903, p. 504.

zegt: [1]) „Jede sichtbare Mutation muss in unsrem Beispiele somit als Bastard zwischen einer mutirten und einer nicht mutirten Sexualzelle entstanden sein, wenn wir van dem seltenen Zusammentreffen zweier mutirten Zellen absehen". Wanneer wij dit laatste echter voor ons geval niet doen en de mogelijkheid aannemen, dat hier twee in gelijken zin gemuteerde kiemcellen elkander toevallig bevrucht hebben, komt de verklaring, die boven voor het ontstaan van O. gigas werd gegeven, geheel met de door DE VRIES gegeven voorstelling omtrent het ontstaan van mutanten overeen.

GATES is het hiermede echter niet eens. Hij zegt: [2]) „However this view can scarcely apply in this case, since although it is possible, that germ cells may occasionally be produced with the unreduced number of chromosomes, fertilization with such a germ cell would produce an organism with 21 instead of 28 chromosomes. The possibilities of two such unreduced germ cells — an egg and a sperm — getting together in fertilization are very remote. Moreover no instances of this sort are known, and if this were the method of origin one would also expect to find mutants occurring with 21 chromosomes".

Hierop is in de eerste plaats te antwoorden, dat men uit eene mededeeling van GEERTS [3]) mag besluiten, dat bij Oenothera Lamarckiana wel eens in de kiemcellen een verdubbeld aantal chromosomen optreedt. GEERTS deelt nl. mede, dat hij eens eene eerste deeling

---

[1]) l. c., p. 504.

[2]) l. c., p. 544.

[3]) J. M. GEERTS. *Beiträge zur Kenntniss der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana.* Rec. des Trav. Bot. Néerl. Vol. V, Livr. 2—4, 1909, p. 144.

in eene embryozak-moedercel van O. Lamarckiana aantrof, niet met 14 maar met 28 chromosomen. Dat verder in de culturen ook wel mutanten met 21 chromosomen optreden, is volstrekt niet buitengesloten. O. gigas is te Amsterdam nog tweemaal waargenomen, in 1898 als mutant van O. sublinearis en in 1899 uit O. lata × hirtella [1]). Deze beide exemplaren waren echter steriel en droegen geen zaad. Het is dus de vraag of zij werkelijk O. gigas waren. Temeer daar in dien dien tijd de bastaard van O. gigas met O. Lamarckiana nog niet van O. gigas onderscheiden werd. Dit blijkt daaruit, dat DE VRIES [2]) O. Lamarckiana met O. gigas gekruist heeft en beschrijft daarbij slechts O. gigas als bastaard verkregen te hebben. Niet onmogelijk is het dus, dat de beide andere keeren, dat O. gigas scheen op te treden, inderdaad slechts planten ontstaan waren, die 21 chromosomen in hunne kernen voerden.

Volgens mondelinge mededeeling van Professor DE VRIES zijn dergelijke vermoedelijke „halve mutanten" (bastaarden) later ook herhaaldelijk uit zuiver bestoven zaad van O. Lamarckiana ontstaan. De gelegenheid hunne chromosomen te onderzoeken heeft echter tot nu toe ontbroken.

Ten slotte valt nog te wijzen op de buitengewone zeldzaamheid, waarmede O. gigas is opgetreden. Terwijl voor andere mutanten door DE VRIES de mutatie-coëfficiënt 1 of 0,1 is gevonden, is die voor O. gigas slechts 0,01. Ook dit pleit er m. i. voor, dat deze laatste door versmelting van twee kiemcellen ontstaan is, die ieder van een verdubbeld aantal chromosomen voorzien waren.

---

[1]) *Die Mutationstheorie.* Bd. I, p. 231.

[2]) *Die Mutationstheorie.* Bd. II, p. 420.

Gaan wij thans over tot de bespreking van de derde vraag: kunnen de verschillen tusschen O. gigas en O. Lamarckiana uit deze verdubbeling van het aantal chromosomen verklaard worden, m. a. w. uit eene verdubbeling van de eigenschappen, die in de kernen van O. Lamarckiana zijn vertegenwoordigd?

In zijne jongste mededeeling over dit onderwerp [1]) deelt GATES mede, dat de cellen van O. gigas in alle door hem onderzochte weefsels grooter zijn, dan die van O. Lamarckiana in de overeenkomstige deelen. In de verschillende weefsels zijn de cellen echter in verschillende mate vergroot. Aan deze vergrooting schrijft hij de krachtigere gestalte van deze mutant toe. Bovendien vindt hij, dat de cellen van O. gigas niet in alle richtingen gelijkmatig zijn toegenomen. Daaruit verklaart hij de veranderingen in den vorm van bepaalde organen.

Deze vermeerderde grootte der cellen nu zou volgens zijne opvatting een gevolg zijn van de verdubbeling van het aantal der chromosomen. Hij gaat daarbij uit van de onderzoekingen van larven van zeeëgels door BOVERI [2]), betreffende de verhouding van de grootte van kernen en cellen tot het aantal der in die kernen aanwezige chromosomen. BOVERI onderzocht larven, waarin slechts het generatieve aantal chromosomen voorkwam, hetzij tengevolge van eene kunstmatige parthenogenese der eieren, hetzij door bevruchting van een kernloos fragment van een ei. Verder bestudeerde hij normale larven en zulke, waarbij het aantal der

[1]) R. R. GATES. l. c.

[2]) TH. BOVERI. *Zellenstudien V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen.* 1905. Jena.

chromosomen was verdubbeld, door de eieren kort na de bevruchting te schudden. Dit schudden had nl. tengevolge, dat wel de chromosomen zich deelden, maar niet de kernen. Het op deze wijze verdubbelde aantal chromosomen handhaafde zich daarna bij de volgende deelingen. Boveri vond nu, dat de oppervlakte der kernen en de inhoud der cellen evenredig zijn met het aantal chromosomen. Hieruit volgt, dat bij eene vermeerdering van het aantal chromosomen de kernen sterker in grootte toenemen dan de cellen.

Dit schijnt intusschen geen algemeene regel te zijn. Want bij de geslachtelijke en de ongeslachtelijke generatiën van Polysiphonia violacea[1]) is geen verschil in grootte tusschen kernen of cellen op te merken, hoewel in deze de kernen 40, in gene 20 chromosomen bevatten. Misschien zouden echter toch de grootere afmetingen der cellen van O. gigas ten opzichte van die van O. Lamarckiana door de resultaten van Boveri eene verklaring kunnen vinden. Gates gaat nu echter verder en zegt[2]): „In O. gigas we have an organism built of bricks which are larger and whose relative dimensions are also altered in some cases. These two factors will apparently account for all the differences between O. gigas and O. Lamarckiana". En vervolgens[3]): „The doubling of the chromosome number in O. gigas is to be looked upon merely as a duplication of the chromosome set already present in O. Lamarckiana. There is no evidence that any new unit characters have been added or that

---

[1]) Sh. Yamanouchi. *The life history of Polysiphonia violacea.* Bot. Gaz., Bd. 42, 1906, p. 401—449.

[2]) l. c., p. 543.

[3]) l. c., p. 547.

any thing really new has come into the germ plasm". In eene noot merkt hij daarbij echter op: „The possibility must, however, be recognized, that other changes took place at the same time as the doubling of the chromosomes." Doch het is niet alleen mogelijk, dat het laatste gebeurde, maar zelfs waarschijnlijk. Het is nl. zeer moeilijk, zoo niet onmogelijk, alle verschillen tusschen O. gigas en O. Lamarckiana te verklaren, door in de eerste slechts het dubbele van de eigenschappen van de laatste aan te nemen. Want hoe kan dit ten gevolge hebben, dat bij O. gigas een zoo veel grooter percentage der individuen tweejarig is, dan bij O. Lamarckiana? Hoe, dat de zaden van O. gigas zoo veel gemakkelijker ontkiemen, dan die van de moedersoort? Hoe de kleinere vruchten, de kortere internodiën en het opgroeien der okselknoppen aan den stengel? Hoe zou men volgens deze hypothese kunnen verklaren, dat de bladen der kiemplanten van O. gigas rond, doch die van O. Lamarckiana lang en toegespitst zijn, terwijl bij de kiemplanten van den bastaard tusschen deze beide planten [1]) de bladen de ronde basis van den eenen ouder en den spitsen top van den anderen hebben?

Van geheel anderen aard, maar van dezelfde strekking, is het volgende argument. GATES beschreef, dat bij een der individuen, uit eene kruising van O. lata met O. gigas ontstaan, 20 chromosomen voorkwamen in plaats van 21. Hieruit volgt, dat bastaarden, die gewoonlijk 21 chromosomen bezitten, er wel eens een te weinig hebben. Denken wij nu aan den bastaard

---

[1]) HUGO DE VRIES. *Bastarde von Oenothera gigas.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXVIa, Heft 10, 1908, p. 757.

tusschen O. Lamarckiana en O. gigas. Deze is intermediair tusschen de beide ouders en constant. Dit komt met de opvatting van GATES zeer goed overeen. Bij O. Lamarckiana komen 14 chromosomen voor, bij O. gigas 28, bij den bastaard 21, dus 7 minder dan bij O. gigas. Aangezien volgens GATES het dubbele aantal chromosomen van O. gigas de oorzaak is van de krachtigere gestalte, moet eene vermindering van het aantal chromosomen, dat O. gigas meer heeft dan O. Lamarckiana, tot de helft, ook tengevolge hebben, dat de verschillen tusschen beide soorten in den bastaard tot de helft worden teruggebracht. Maar wanneer nu ook exemplaren met 20 chromosomen voorkomen, moeten die nog meer op O. Lamarckiana gelijken, en zou dus een bed van den bastaard van O. Lamarckiana met O. gigas geen uniform voorkomen hebben, hetgeen wel het geval is.

Zoo komen wij dus tot de conclusie, dat wel de krachtigere gestalte van O. gigas ten opzichte van O. Lamarckiana samenhangen kan met het verdubbelde aantal chromosomen, maar dat men desniettegenstaande niet mag aannemen, dat in de kernen der eerste slechts twee stellen van chromosomen voorkomen, die ieder gelijk zijn aan het éene stel, dat in de kernen van O. Lamarckiana aanwezig is. Veelmeer moeten én de verdubbeling én de overige verschilpunten aan eene mutatie worden toegeschreven.

HOOFDSTUK IV.

VEGETATIEVE DEELINGEN IN SPINACIA OLERACEA.

§ 1. *Tweekernige cellen in wortels.*

In het algemeen schijnt het in het plantenrijk niet mogelijk, dat de vegetatieve of diploide generatie, in welke tengevolge van de bevruchting twee stellen van chromosomen in de kernen voorkomen, terwijl er in de sexueele of haploide generatie slecht één aanwezig is, met het haploide aantal chromosomen doorloopen wordt. Steeds, wanneer men meende een geval van parthenogenese gevonden te hebben, bleek het, dat in het ei, dat in staat was zich zonder bevruchting te ontwikkelen, het vegetatieve aantal chromosomen voorkwam. In de groepen der Bryophyten en Phanerogamen kent men geen, onder de Vaatkryptogamen slechts één voorbeeld van het ontstaan van een sporophyt uit eene prothalliumcel zonder bevruchting, nl. N e p h r o d i u m m o l l e, onderzocht door YAMANOUCHI. [1]) Maar zooals reeds in het vorige hoofdstuk is opgemerkt, is het niet onmogelijk, dat Nephrodium molle in zijne kernen een verdubbeld aantal chromosomen voert, men zou kunnen zeggen een tetraploid [2]) aantal, en dat dus de kernen van het

---

[1]) SH. YAMANOUCHI. *Apogamy in Nephrodium.* Bot. Gaz., Bd. 44, 1907.

[2]) E. STRASBURGER. *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.* Hist. Beitr. Heft VII, Jena, G. Fischer, 1909, p. 109.

prothallium met de helft daarvan toch van het diploide aantal voorzien zijn. Wanneer daaruit dan zonder bevruchting een sporophyt ontstaat, zou dat eenvoudig een terugkeer naar het oorspronkelijke vegetatieve aantal kunnen zijn. Daarentegen zijn in het vorige hoofdstuk verschillende voorbeelden genoemd van planten, waarin een dubbel zoo groot aantal chromosomen aanwezig is, als in de naaste verwanten, hetgeen al of niet met apogamie gepaard kan gaan. In sommige, hier niet in aanmerking komende gevallen, zooals bij Rumex, berust die verdubbeling waarschijnlijk op dwarsche doorsnoeringen der chromosomen, maar in andere, zooals bij Drosera, Oenothera en vele apogame gewassen berust zij met vrij groote zekerheid op eene overlangsche splitsing. Tengevolge daarvan komen in het vegetatieve leven dezer laatste planten vier gelijkwaardige stellen van chromosomen voor en niet twee, zooals dat gewoonlijk het geval is, en treft men eveneens in de geslachtscellen twee dergelijke stellen aan in plaats van één. Dit laatste natuurlijk alleen, wanneer de reductie-deeling, zooals bijv. bij Oenothera gigas en Drosera longifolia, een normaal verloop heeft. In de laatste § van het vorige hoofdstuk heb ik uiteengezet, dat deze verdubbeling van mutatieven aard moet zijn, en nagegaan, wanneer zij waarschijnlijk ingetreden is. Dit bleek reeds in de kiemcellen gebeurd te moeten zijn. Deze bevatten, bijv., bij het geslacht Oenothera in het algemeen slechts één stel van 7 chromosomen, daar dit hier het gewone generatieve aantal is. Bij O. gigas moeten er echter 14, dus 2 gelijkwaardige stellen van 7, zijn. Met gelijkwaardig wordt hier bedoeld, dat de beide stellen morphologisch vergelijkbaar zijn, tengevolge van de lengtesplitsing, waardoor zij ontstonden. Wanneer men

nu echter bedenkt, dat algemeen aangenomen wordt, dat de chromosomen dragers zijn van de erfelijke eigenschappen, dan is het zeer goed mogelijk, dat de beide stellen in dit opzicht eenigszins van elkander verschillen.

In het vervolg van dit hoofdstuk zullen wij zien, dat bij vegetatieve deelingen van planten, waarin twee gelijke stellen van chromosomen in de kernen voorkomen, het ééne afkomstig van den vader, het andere van de moeder, de chromosomen meermalen in paren liggend zijn waargenomen. De vraag doet zich nu voor, of men bij planten als Oenothera gigas en Drosera longifolia, wanneer het juist is, dat hier vier gelijkwaardige stellen van chromosomen voorkomen, niet verwachten moet, de chromosomen bij de vegetatieve deelingen in groepen van vier te zien liggen. Om hierop een antwoord te kunnen geven, moet men deelingen bestudeeren, waarbij men zeker weet, dat vier gelijkwaardige stellen van chromosomen aanwezig zijn. Daartoe kan men de syndiploide cellen kiezen, die somwijlen onder bijzondere omstandigheden in worteltoppen gezien worden. Zij leiden er toe, de hypothese van groepen van vier chromosomen als niet noodzakelijk en onwaarschijnlijk te verwerpen.

STRASBURGER [1]) heeft in normale wortels van Pisum hier en daar zulke syndiploide cellen gezien, meestal in de buitenste lagen van den worteltop, soms ook in dieper gelegen deelen. Zij ontstaan door het achterwege blijven van een celwand, nadat eene kerndeeling heeft plaats gehad, waarna de beide zuster-kernen met elkander kunnen versmelten. Daardoor ontstaat dan eene kern

---

[1]) E. STRASBURGER. *Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, p. 491.

met een verdubbeld aantal chromosomen en dus met vier gelijke stellen. De oorzaak van dit verschijnsel is volgens de opvatting van STRASBURGER gelegen in eene inwerking van storende invloeden op den wortel. Tot deze meening komt hij naar aanleiding van onderzoekingen van NĚMEC [1]) en van hemzelven [2]) over de inwerking van chloralhydraat op wortels. Laat men eene oplossing van 0,75 % een uur lang inwerken op kiemwortels van Pisum, dan blijkt, dat, ofschoon rustende kernen daarbij onveranderd blijven, de deelingen zeer worden gestoord. Vaak wordt eene deeling beëindigd, zonder dat een nieuwe wand wordt gevormd en ontstaat er dus eene tweekernige cel. Daarin versmelten de beide kernen meestal, wanneer men de ontkiemde zaden een uur lang met water afspoelt en ze daarna weer in vochtig zaagsel plaatst. Is zulk eene tweekernige cel dicht bij de strekkingszone ontstaan, dan wordt zij daarin spoedig opgenomen. Is zij echter dichter bij het vegetatiepunt opgetreden, dan kan zij zich nog deelen en eene reeks van syndiploide cellen doen ontstaan. Het is aannemelijk, dat ook in normale niet gechloraliseerde wortels door een of anderen invloed op deze wijze dubbelkernige cellen kunnen ontstaan.

Ik had de gelegenheid, ook bij Spinacia oleracea zulke syndiploide cellen waar te nemen. Evenals de Pisum-wortels, waarin STRASBURGER dit verschijnsel vond, waren de door mij bestudeerde kiemwortels in eene kas in vochtig zaagsel gegroeid. Op overlangsche doorsneden vielen dikwijls, en wel in de periphere lagen

---

[1]) B. NĚMEC. *Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, 1904.

[2]) l. c.

van den worteltop, rijen van cellen door hunne bijzondere grootte op. Op eenigen afstand van het vegetatiepunt zijn onder de exodermis en om den centralen cylinder eenige lagen van groote cellen aanwezig. In deze cellen vooral, maar ook in de hier en daar dichter bij het vegetatiepunt gelegen celreeksen, treft men dikwijls twee kernen aan, of één kern, die door hare bijzondere grootte uitmunt, of ook wel meerdere kleine kernen.

Fig. 24, Pl. III toont eene dergelijke reeks van cellen, die dicht bij het vegetatiepunt van den wortel lag. Onderaan ziet men eene cel, waarin twee kernen dicht tegen elkander gedrukt, maar duidelijk gescheiden, liggen. In de cel daarboven is eene spoel zichtbaar, die, ten opzichte van de spoelen in de naburige cellen, van dubbele grootte was. Ook valt op, dat deze spoel meer afgerond is, terwijl de polen van normale spoelen meer toegespitst zijn. Ook van terzijde kan men reeds opmerken, dat hier in de kernplaat dubbel zoo veel chromosomen aanwezig zijn, als gewoonlijk bij de vegetatieve deelingen. In de volgende cel ziet men, hoe twee kernen met elkander versmelten en hoe daarbij ook de twee nucleolen ineensmelten. In de bovenste cel der groep is eene kern afgebeeld, die duidelijk veel grooter was, dan die der naburige cellen. De meerdere grootte van kernen en cellen in deze syndiploide celreeksen kan als een argument worden beschouwd voor den door Boveri opgestelden regel, waarvan in het vorige hoofdstuk sprake was. De deelingsverschijnselen, die ik hierbij waarnam, stemmen overeen met die, welke Strasburger in met chloralhydraat behandelde wortels beschrijft. Aan de polen van de breede spoel, die optreedt, wanneer eene syndiploide kern zich deelt, kunnen weer syndiploide kernen ontstaan. Maar evenzeer kan het

gebeuren, dat aan een der polen bijv. twee diploide in plaats van één syndiploide optreden of zelfs meerdere kleine kernen of één diploide kern en eenige kleinere. Daardoor is het te verklaren, dat in de cellen van dergelijke syndiploide reeksen nu eens één groote kern, dan eens twee kernen, die de gedaante hebben van die van normale wortelcellen, en dan weer complexen van vele kleine kerntjes optreden. In alle cellen maakt zich voorts een streven kenbaar de kleinere kernen tot een syndiploide te doen ineensmelten.

Bestudeert men nu dwarsche doorsneden van dergelijke wortels, dan ziet men in de normale cellen de chromosomen dikwijls duidelijk gepaard in de kernplaten liggen. Bij Spinacia vindt men 6 zulke paren. In tal van cellen kan men echter syndiploide kernplaten aantreffen, waarin dus een dubbel zoo groot aantal, nl. 24, chromosomen, aanwezig is. Dit blijkt ten duidelijkste uit figuur A, die eene syndiploide kernplaat bij 2250-malige vergrooting weergeeft. De teekening is met het teekenapparaat vervaardigd, zuiver natuurgetrouw en niet geschematiseerd. Buitengewoon fraai komt hierin uit, dat de chromosomen in paren liggen. Groepen van vier worden echter niet waargenomen. De vier homologe chromosomen van elk type, die in deze kernen aanwezig zijn, blijven dus in twee groepen van twee liggen en deze naderen niet tot elkander, om dubbele paren te vormen. Dank zij de lengteverschillen tusschen de chromosomen kan men echter wel in de kernplaat

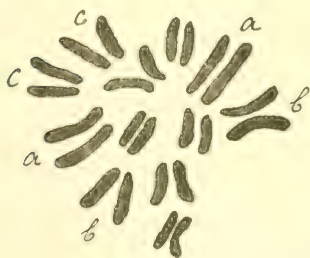


FIG. A.
Syndiploide kernplaat uit een wortel van Spinacia oleracea (× 2250). Twee gelijkwaardige stellen van 6 paar chromosomen zijn aanwezig.

met eenige zekerheid uitmaken, welke twee paren telkens bij elkander behooren. In dezelfde doorsnede, waarin de afgebeelde kernplaat lag, merkte ik nog een dergelijke op, waarvan alle chromosomen zich duidelijk in twee overlangsche helften hadden gesplitst, die bezig waren uiteen te gaan. Dit gaf den schijn van eene kernplaat met 48 chromosomen.

In alle opzichten bevestigen mijne waarnemingen aan normale wortels van Spinacia, hetgeen STRASBURGER op dwarsche doorsneden van gechloraliseerde wortels van Pisum heeft gezien. Hier komen in de normale cellen 7 paren in de kernplaten voor, in de syndiploide 14. Groepen van vier komen volgens STRASBURGER ook hier niet voor, tenzij toevallig twee paren tot elkander zijn genaderd. Dit gaf aan STRASBURGER aanleiding, om te zeggen: [1]) „Durch die Vereinigung der beiden elterlichen Chromosomen sind augenscheinlich die durch ihre Homologie veranlaszten Anziehungen in diploiden Kernen ausgeglichen, und es bleibt keine ungesättigte Affinität übrig, um die homologen Paare von zwei diploiden Kernen zusammenzuführen".

Ten opzichte van de boven besproken kernen van Drosera longifolia, Oenothera gigas en vele der apogame gewassen kan men dus uit het bovenstaande de gevolgtrekking maken, dat men tegen de opvatting, dat hier vier stellen van chromosomen aanwezig zijn, zooals er in de kernen van andere planten twee zijn, niet als argument kan aanvoeren, dat bij de kerndeelingen dezer planten de chromosomen niet in groepen van vier liggen.

Behalve bij Spinacia heb ik ook in wortels van

---

[1]) l. c. p. 494.

andere planten somtijds in de periphere lagen van cellen twee grootere kernen of meerdere kleine in eene cel opgemerkt. Misschien is dus het optreden van syndiploide cellen in wortels een verschijnsel van meer algemeenen aard.

---

§ 2. *De paring der chromosomen.*

In de vorige paragraaf heb ik er op gewezen, dat meermalen waargenomen is, dat in diploide kernen de chromosomen gepaard liggen. Bij botanische objecten is dit het eerst aan STRASBURGER [1]) opgevallen. In de prophasen van weefselkernen van Galtonia en Funkia zag hij, dat de chromosomen, die hier sterk in grootte van elkander verschillen, in paren aan den kernwand liggen. Eveneens zag hij zulke paren in de kernplaten. Reeds vroeger was hetzelfde verschijnsel door GUIGNARD in teekening gebracht, zonder dat hij daaraan eene bijzondere beteekenis toekende. In eene kernplaat van een bevrucht ei van Najas major beeldt hij nl. 6 in grootte verschillende paren van chromosomen af [2]). Nadat STRASBURGER eenmaal op het verschijnsel had gewezen, zijn herhaaldelijk bij vegetatieve deelingen paren van chromosomen gezien. Door STRASBURGER zelven bijv. bij Pisum [3]), waar hij, zooals reeds is medegedeeld, 7 paren in de kernplaten telde, en bij Lilium [4]), waar het in het algemeen moeilijk is, om

---

[1]) E. STRASBURGER. *Typische und allotypische Kernteilung.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, p. 19, 1905.

[2]) M. L. GUIGNARD. *La double fécondation dans le Najas major.* Journ. de Bot. Bd. XV, 1901.

[3]) E. STRASBURGER. *Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907.

[4]) E. STRASBURGER. *Chromosomenzahlen, Plasmastructuren, Vererbungsträger und Reduktionsteilung.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

de paren waar te nemen, daar de chromosomen zeer lang zijn en geen noemenswaardig verschil in hunne lengte vertoonen.

Verder heeft GEERTS [1]) opgemerkt, dat de 14 chromosomen, die in de kernplaten der vegetatieve deelingen van Oenothera Lamarckiana geteld kunnen worden, min of meer duidelijk in 7 paren gerangschikt zijn. Bijzonder fraaie paren heeft MÜLLER [2]) bij vegetatieve deelingen in worteltoppen van verschillende soorten van Yucca waargenomen. De 10 groote en 44 tot 46 kleine chromosomen, die hier aanwezig zijn, vormden zoowel in de kernplaten als ook nog bij het uiteengaan der dochterchromosomen naar de polen, zoo duidelijke paren, dat de praeparaten zich tot photographische opnamen leenden. Volgens STRASBURGER is deze paring een krachtig argument voor de individualiteit der chromosomen en moet men zich voorstellen, dat van ieder paar het eene lid afkomstig is van den vader, het andere van de moeder. Hij zegt ook [3]): „Ich zweifle nicht im geringsten daran, dass es sich um eine allgemeine Erscheinung in diploiden Kernen dabei handelt".

Dit neemt echter niet weg, dat een verschijnsel waaraan zoo belangrijke theoretische beschouwingen zijn vast te knoopen, door herhaalde waarnemingen aan verschillende objecten behoort te worden bevestigd. Vooral is dit hier het geval, waar het aantal waarnemingen nog zoo klein is.

---

[1]) J. M. GEERTS. *Beiträge zur Kenntniss der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana.* Rec. des trav. bot. Néerl. Vol. V, 1909.

[2]) CLEMENS MÜLLER. *Ueber karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca.* Jahrb., f. wiss. Bot., Bd. XLVII, Heft I, 1909.

[3]) E. STRASBURGER. *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.* Hist. Beitr. Heft VII, Jena, G. Fischer, 1909, p. 90.

In de vorige paragraaf wees ik er reeds op, dat ook bij Spinacia oleracea de chromosomen in de kernplaten duidelijk gepaard liggen en gaf ik eene afbeelding van eene syndiploide kernplaat uit een wortel, waarin zonder den minsten twijfel de 24 chromosomen in 12 paren gerangschikt zijn. Maar ook in de normale diploide kernplaten, zooals er een in fig. B. is afgebeeld, valt terstond in het oog, dat de 12 chromosomen in 6 paren gelegen zijn. Dezelfde verschillen in lengte, die in fig. A. op te merken vielen, zijn ook hier weer te zien. In de linkerhelft van de figuur schijnen de leden van één der kleine paren door een lang paar gescheiden te zijn. Dit is in werkelijkheid niet het geval, daar het onderste kleine chromosoom van de figuur lager lag, dan het lange paar er boven, hetgeen dan ook door eene lichtere tint is aangeduid. Enkele chromosomen vertoonen duidelijk een gevorkt uiteinde, daar de beide lengtehelften op het punt staan naar de polen uiteen te gaan. Opmerking verdient nog, dat de kernplaat van fig. B. met dezelfde vergrooting geteekend is, als die in fig. A. Men ziet, dat de chromosomen in fig. B. iets forscher zijn, dan die in fig. A. Daarmee is echter volstrekt niet gezegd, dat steeds de chromosomen in syndiploide cellen kleiner zijn, dan in normale. In eene cel naast die, waarin de afgebeelde syndiploide kernplaat lag, zag ik eene andere, waarvan de chromosomen duidelijk grooter waren. Daaruit blijkt, dat de chromosomen in verschillende cellen eene



Fig. B.
Normale kernplaat uit een wortel van Spinacia oleracea (× 2250). De 12 chromosomen liggen in 6 paren.

meer of minder krachtige gestalte kunnen aannemen.

Spinacia oleracea kan dus als een nieuw voorbeeld voor het bestaan van lengteverschillen tusschen de chromosomen en voor hunne ligging in paren in de kernplaten genoemd worden.

Evenals STRASBURGER dit voor Galtonia en Funkia, GEERTS voor Oenothera, MÜLLER voor Yucca beschreef, kan men ook bij Spinacia waarnemen, dat reeds in de prophase, wanneer de chromosomen nog tegen den kernwand liggen, de paren duidelijk zijn. Een veel belangrijker vraag, die zich nu voordoet, is echter, of de chromosomen ook op nog vroeger stadiën, in de nog rustende kernen, paarsgewijze naast elkander liggen. Deze vraag is vooral gewichtig met het oog op een juist inzicht in de verschijnselen der reductiedeeling.

MÜLLER [1]) deelt daaromtrent mede, dat, wanneer in worteltoppen van Yucca eene kern zich gaat deelen, de paarsgewijze rangschikking der chromosomen steeds duidelijk voor den dag komt, zoodra zij uit het netwerk van de rustende kern te voorschijn komen. Daarbij zijn de einden der chromosomen steeds van den beginne af vrij. Aan het einde van eene deeling worden de chromosomen bij het intreden van den rusttoestand weer netvormig. Ook daarbij blijft nog de paarsgewijze rangschikking op te merken, hetgeen daardoor gemakkelijk wordt gemaakt, dat de vele kleine chromosomen zich bij de deeling het eerst naar de polen begeven en dat de 10 groote volgen. Deze ziet men dan dikwijls in de naar de kernplaat gekeerde zijde van de dochterkern in paren liggen.

---

[1]) l. c.

Spinacia is voor het bestudeeren dezer vroege prophasen en late telophasen op verre na niet zoo geschikt als Yucca. Ten eerste zijn de kernen zeer veel kleiner, maar verder komen tusschen de chromosomen geen zoo groote verschillen in lengte voor, en dit bemoeilijkt uit den aard der zaak het beoordeelen der paarsgewijze ligging. Toch nam ik een verschijnsel waar, dat er voor pleit, dat ook bij Spinacia de chromosomen in den rusttoestand paarsgewijze naast elkander liggen. Dit verschijnsel is ontleend aan wat er bij den overgang van den rusttoestand in de prophase plaats vindt.

In de prophase van eene deeling zwelt nl. de kern op en zag ik de chromosomen reeds vroeg in 6 paren aan den kernwand geplaatst. Van een doorloopenden kerndraad was nooit iets te zien. De beide componenten van een paar hadden steeds ieder van den beginne af twee vrije uiteinden. Somwijlen heeft men nu de gelegenheid waar te nemen, dat bijv. in een der paren een gedeelte der chromosomen nog niet den staafvorm heeft bereikt, maar nog netvormig is. Deze netvormige gedeelten der beide chromosomen van een paar liggen dan parallel met elkander en dit pleit er dus voor, dat de paren ook in den rusttoestand reeds bestaan.

Bij het einde van eene deeling groepeeren de chromosomen zich in een dicht kluwen aan de polen van de spoel. Door het gemis aan belangrijke lengteverschillen kan men thans niet zien, dat zij in paren netvormig worden. Daarvoor zijn de prophasen dus veel gunstiger.

In dit opzicht is ook het bestudeeren der zoogenoemde prochromosomen van groot gewicht. Dikwijls worden de chromosomen bij het intreden van

den rusttoestand tot een zoo fijn netwerk, dat men er met de sterkste vergrootingen niet veel meer van kan zien; dit is ook bij Spinacia zoo. Bij vele planten echter blijft zelfs in kernen, die zich niet meer deelen, een bepaald gedeelte van het chromosoom als chromatine-korrel aan den kernwand zichtbaar. Vroeger droegen deze korrels den naam pseudonucleolen.

ROSENBERG [1]) ontdekte echter, dat deze lichamen in de rustende kernen van verschillende planten in een bepaald aantal optreden, en dat dit met dat der chromosomen overeenstemt. Dit deed de meening ontstaan, dat men in deze chromatine-lichamen deelen van de chromosomen had te zien.

Later heeft OVERTON [2]) ze met den naam prochromosomen bestempeld.

LAIBACH [3]) bestudeerde het voorkomen van deze prochromosomen bij Cruciferen. Ook hij nam waar, dat zij in het kernnet optreden in een aantal, dat met dat der chromosomen overeenstemt. Dikwijls waren deze prochromosomen van verschillende grootte, hetgeen volgens hem daarop berust, „dass der Grad der Verteilung des Chromatins auf das Netzwerk nicht für alle Chromosomen eines Kernes der gleiche zu sein braucht". Door LAIBACH werd ook beschreven, dat de prochromosomen in paren kunnen liggen. Hierop legt ROSENBERG nu ook den nadruk in eene voor korten tijd verschenen verhandeling „Ueber den Bau des Ruhekerns". [4])

---

[1]) O. ROSENBERG. *Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreiche.* Flora XCIII, 1904.

[2]) J. B. OVERTON. *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905.

[3]) F. LAIBACH. *Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich.* Beih. z. Bot. Centr.bl., Bd. XXII, 1907.

[4]) Svensk botanisk Tidskrift, Bd. III, 1909, p. 163—173.

In de tentakels van Drosera komen onder normale omstandigheden aan den wand der kernen een aantal prochromosomen voor, overeenstemmend met het aantal der latere chromosomen. Wanneer men de tentakels prikkelt, worden de prochromosomen grooter en zwellen aan tot chromosomen. Daar de ophooping van het chromatine van de prochromosomen uitgaat, kan men deze niet voor toevallige chromatine-massa's houden. ROSENBERG toonde verder het voorkomen van deze lichamen nog in een 40-tal soorten uit verschillende familiën aan. Zeer dikwijls vond hij ze in rustende kernen van volwassen organen, die zich dus niet meer deelen.

ROSENBERG merkt nu echter, meer in het bijzonder voor de tentakels van Drosera, op, dat deze prochromosomen dikwijls in paren liggen. Hij gelooft niet, dat men deze paren kan opvatten als de producten van de lengtesplitsing van een prochromosoom en zegt dus: „wenn meine Deutung der genannten Erscheinung in den Tentakel-Kernen richtig ist, so ist man, scheint es mir, zu dem Schlusz berechtigt, dass die Chromosomen auch im Ruhestadium des Kerns zu Paaren angeordnet sind".

Dit is zooals boven reeds werd aangeduid een belangrijk punt: wanneer toch in de diploide kernen de chromosomen in den rusttoestand paarsgewijze naast elkander liggen, zal dat met de meeste waarschijnlijkheid ook in de moedercellen van stuifmeelkorrels en embryozakken het geval zijn. Hiermede moet dus bij het bestudeeren der reductie-verschijnselen rekening worden gehouden.

Resumeerende kunnen wij dus zeggen, dat uit verschillende objecten, ook uit wortels van Spinacia, gebleken is, dat de chromosomen in de vegetatieve gene-

ratie, zoowel in kernplaten als in pro- en anaphasen in paren liggen, hetgeen zeer voor hunne individualiteit pleit. Als argument hiervoor kan mede worden genoemd, dat lengteverschillen tusschen de chromosomen van generatie op generatie en bij de verschillende kerndeelingen steeds gehandhaafd blijven. Ook dit is bij Spinacia zichtbaar. Ten slotte hebben wij gezien, dat ook in den rusttoestand der kernen de chromosomen gepaard zijn. Dit bleek uit de waarnemingen, die door MÜLLER bij Yucca zijn gedaan, uit de verschijnselen, die zich in de prophasen der deelingen in de wortels van Spinacia voordoen, en eveneens uit de studie der z. g. prochromosomen.

---

§ 3. *De overlangsche splitsing der chromosomen.*

Een enkele opmerking moge nog gemaakt worden over de overlangsche splitsing der chromosomen. Zooals bekend is, stelt GRÉGOIRE [1]) zich voor, dat een chromosoom een band is, die uit twee stoffen bestaat, eene achromatische grondsubstantie en eene chromatische stof, die de eerste impregneert. Wanneer een chromosoom zich gaat deelen, treden in dien band eene reeks van openingen op, alveolen, door welke ten laatste de eerst homogene band in twee smallere wordt verdeeld. Deze

---

[1]) V. GRÉGOIRE et A. WIJGAERTS. *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques, I. Racines de Trillium grandiflorum et télophase homoeotypique dans le Trillium cernuum.* La Cellule, Bd. XXI, 1903.

V. GRÉGOIRE. *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium).* La Cellule Bd. XXIII, 1906.

splitsing treedt steeds op in de prophase en kan zelfs reeds plaats hebben, wanneer de chromosomen nog eenigszins netvormig zijn. GRÉGOIRE ziet daarbij noch bij Trillium, noch bij Allium eenig spoor van de chromatine-schijven, die voor zooveel botanische en zoologische objecten waren beschreven en komt er dus toe, het bestaan van chromomeren te ontkennen. Wanneer men op een ongedeeld chromosoom lichtere en donkere plekken ziet, is dit volgens hem een gevolg daarvan, dat in den homogenen band alveolen aanwezig zijn, waardoor de deelen van het chromosoom tusschen die alveolen den indruk van schijven maken. STRASBURGER meent, dat toch chromatine-schijven aanwezig zijn, en geeft in zijne verhandeling „Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage", [1]) eenige afbeeldingen van chromosomen uit wortelkernen van Pisum, die op het punt staan zich te deelen. Deze chromosomen vertoonen inderdaad duidelijk donkere chromatine-schijven en daartusschen lichtere plekken. Naar aanleiding hiervan zegt STRASBURGER, [2]) „Vielmehr stelle ich mir das Chromosom als Lininstrang vor, in welchem sich die Einschlüsse so verschieben können, wie die Mikrosomen in einem Hyaloplasmastrang des Cytoplasma". Deze meening wordt ook door GRÉGOIRE gedeeld. Deze immers stelt zich voor, dat een chromosoom bestaat uit eene achromatische stof en eene chromatische, die de eerste impregneert en zich hier en daar in bepaalde deelen daarvan kan ophoopen, terwijl zij andere gedeelten verlaat. STRASBURGER beweert nu niet, dat de chromatische substantie de stof zou zijn, waaraan

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907.
[2]) l. c., p. 516.

de erfelijke eigenschappen zijn gebonden. [1]) Wel meent hij, dat, wanneer een chromosoom zich gaat deelen, zoowel de dragers der erfelijke eigenschappen, als de chromatische stof, zich hier en daar in het chromosoom ophoopen, waardoor de chromomeren (waarvoor door hem ook het woord Iden wordt aangewend) ontstaan. Hij zegt: [2]) „Während die Pangenosomen zu Iden zusammentreten, zieht in letztere auch die färbbare Substanz hinein, was veranlaszt, das zwischen den stark tingierbaren Chromatinscheiben die hellen Lininbrücken sichtbar werden". Wanneer men nu de figuren beziet, die STRASBURGER daarvan bij Pisum geeft, dan kan men echter, zooals vooral uit figuur 38 op plaat VII blijkt, GRÉGOIRE gelijk geven, waar hij de lichtere plekken aan de aanwezigheid van alveolen toeschrijft, die tot stand zullen brengen, dat het chromosoom zich in de lengte splitst. GRÉGOIRE en STRASBURGER zien hier, naar ik meen hetzelfde, maar geven aan wat zij zien eene verschillende uitlegging.

Als echter de deeling heeft plaats gehad, zijn er volgens GRÉGOIRE twee homogene banden en volgens STRASBURGER twee banden, die elk uit eene rij van chromatine-schijven met linine-intervallen bestaan. De afbeeldingen, die GRÉGOIRE van Trillium en Allium geeft, bewijzen inderdaad, dat hier na de deeling geen chromatine-schijven zichtbaar zijn. Daartegenover toonen de figuren 39 en 40 op plaat VII van

---

[1]) ENZIO REUTER nam bij Pediculopsis graminum chromosomen zonder chromatine waar. (ENZIO REUTER. Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. Acta societatis scientiarum Fennicae, Tom. XXXVII, N°. 7, Helsingfors, 1909).

[2]) Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, p. 33.

STRASBURGER zeer duidelijk, dat zij bij Pisum wel waarneembaar zijn. Dit doet STRASBURGER aannemen, dat chromomeren wel algemeen voorkomen, maar dat zij onder bepaalde omstandigheden niet waarneembaar zijn. Hij zegt:[1]) „Es kann ein Chromosom so viel färbbare Substanz führen, dass diese alle besonderen Verteilungen seiner Einschlüsse unkenntlich macht, dann wird sich ein solches Chromosom bei der Längsteilung wie ein scheinbar homogenes Band spalten. Das ist aber sicherlich auch in der vegetativen Sphäre nicht immer der Fall". Na de deeling breidt zich volgens hem bij Pisum en andere planten, waarbij de chromomeren duidelijk zijn, de chromatische stof weer over het geheele dochter-chromosoom uit, waardoor daarin na eenigen tijd geen chromatine-schijven meer zijn op te merken.

Ten einde over dit punt tot klaarheid te komen, lette ik bij Spinacia in het bijzonder op den bouw der chromosomen in de vroege prophasen van de vegetatieve deelingen. Het komt mij voor, dat hetgeen ik bij Spinacia waarnam het midden houdt tusschen hetgeen door GRÉGOIRE voor Allium en Trillium en wat door STRASBURGER o. a. voor Pisum is beschreven. Terwijl in de prophase de chromosomen nog aan den kernwand liggen, ziet men er op regelmatige afstanden lichte plekken in verschijnen. Deze kunnen geen linine-intervallen zijn, waaruit de chromatische stof zich naar aangrenzende deelen van het chromosoom heeft begeven, maar wel, zooals GRÉGOIRE meent, openingen of alveolen, die de deeling van het chromosoom zullen bewerken. Wanneer nu dit laatste

[1]) l. c. p. 516.

overlangs gesplitst is, zie ik bij Spinacia twee banden, die in een spiraal om elkaar zijn gewonden en die niet homogeen gekleurd zijn, maar eene afwisseling van donkere en lichtere plekken vertoonen, echter op verre na niet zoo sterk, als STRASBURGER dit voor Pisum heeft afgebeeld. Hoe kan men nu verklaren, dat in het eene geval de beide overlangsche helften van een chromosoom geheel homogeen zijn gekleurd, terwijl in het andere meer of minder duidelijk donkere chromatine-schijven met lichtgekleurde linine-intervallen worden waargenomen? Ik zou hier behalve op eene verschillende hoeveelheid chromatische stof, zooals STRASBURGER meent, vooral den nadruk willen leggen op de breedte van het zich deelende chromosoom. Is een chromosoom breed, (Fig. C, 1 en 2) zooals bij Trillium en Allium, dan zal men, wanneer hierin eene reeks van alveolen optreedt, niet zoo sterk den indruk krijgen van schijven met helder gekleurde tusschenruimten en zullen ook de overlangsche helften meer het voorkomen van een homogenen band hebben. Is het chromosoom smal, (Fig. C, 3 — 6) zooals bij Pisum en in iets mindere mate ook bij Spinacia, dan zal, bij het ontstaan en het aangroeien van eene alveole in het chromosoom, de er naast gelegen stof naar de ruimten tusschen twee alveolen gedrongen worden. Daardoor zullen dan duidelijke

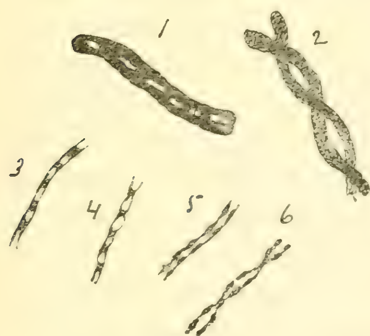


FIG. C.
Schematische voorstelling van de splitsing van een breed (1 en 2) en van een smal chromosoom (3 tot 6.)

chromomeren aanwezig schijnen te zijn. Deelt zulk een chromosoom zich nu, dan zullen de verdichte plekken natuurlijk ook dikkere plaatsen op de dochter-chromosomen teweeg brengen, die, zooals men dit steeds opmerkt, in de beide lengte-helften tegenover elkander zullen liggen. De plekken, waar in het moeder-chromosoom de alveolen lagen en waar dus weinig substantie in het chromosoom aanwezig was, geven dan ook dunnere plaatsen tusschen de chromomeren van het dochter-chromosoom. Deze plekken verdwijnen eenigen tijd na de deeling en de dochter-chromosomen nemen een homogeen uiterlijk aan. Dit blijft zoo tot aan het stadium der kernplaat, waarin zij dicht tegen elkander blijven liggen, zoodat men aanvankelijk zelfs niet kan zien, dat de chromosomen der kernplaat uit twee helften bestaan.

Ik kom dus tot de conclusie, dat wanneer bij deelingen chromomeren optreden, dit een mechanisch verschijnsel is, afhangende van de hoeveelheid chromatische stof en vooral van de breedte der chromosomen en niet, zooals algemeen wordt aangenomen, een streven van de stoffelijke dragers der erfelijkheid, om zich met het oog op de deeling, die plaats moet hebben, tot grootere eenheden, chromomeren, te vereenigen.

HOOFDSTUK V.

DE REDUCTIE-DEELING BIJ SPINACIA OLERACEA.

§ 1. *Historisch overzicht.*

Omtrent de vraag, hoe de reductie-deeling in spore-, pollen- en embryozak-moedercellen verloopt, zijn de verschillende onderzoekers nog niet tot overeenstemming gekomen. In het algemeen is men het er wel over eens, dat de eerste deeling de vermindering van het aantal chromosomen tot de helft te weeg brengt en dat daarbij de beide in het vegetatieve leven aanwezige stellen van chromosomen, waarvan het eene van de moeder en het andere van den vader afkomstig is, uiteengaan. Maar, zooals ik reeds in de inleiding heb opgemerkt, bestaat er nog geen zekerheid over de wijze waarop de paren der diakinese tot stand komen. Hebben de twee chromosomen, die zulk een paar vormen, gedurende de geheele prophase der reductie-deeling naast elkander gelegen? Of lagen zij achter elkander en worden zij eerst korten tijd vóór de diakinese naast elkaar geplaatst? Hierover loopen de meeningen uiteen. Zelfs waar verschillende onderzoekers eenzelfde object bestudeerden, bleef ieder bij zijn eigen meening.

Omstreeks het jaar 1900 verschenen drie verhandelingen,

van GUIGNARD [1]) over Najas, van GRÉGOIRE [2]) over Liliaceae en van STRASBURGER [3]) over verschillende gewassen, waarin werd uiteengezet, hoe de deeling in de moedercellen plaats grijpt. Toen meende men algemeen, dat de chromosomen in een kerndraad achter elkander waren gerangschikt. De genoemde geleerden beschreven nu, dat deze kerndraad in de lengte werd gesplitst en daarna in een generatief aantal leden werd gesegmenteerd. Bij de eerste deeling gingen de helften van elk dezer leden naar de polen uiteen, waarbij zij eene tweede overlangsche splitsing vertoonden. Dat de deeling op deze wijze geschiedt, wordt thans nog door de meeste onderzoekers aangenomen. Echter met dit verschil, dat men thans aanneemt, dat er niet één doorloopende kerndraad aanwezig is en dat de vroegere eerste lengtesplitsing geen eigenlijke splitsing is, maar een gevolg daarvan, dat de chromosomen in de vroege prophase van de reductiedeeling twee aan twee in paren geplaatst waren.

Dit werd in 1905 door STRASBURGER, ALLEN, MIYAKE en OVERTON [4]) uitvoerig en voor een aantal planten beschreven. Evenals door ROSENBERG reeds eenigen tijd

---

[1]) M. L. GUIGNARD. *Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major.* Arch. d'an. micr., Bd. 2, 1899, p. 455—509.

[2]) VICTOR GRÉGOIRE. *Les cinèses polliniques chez les Liliacées.* La Cellule, Vol. XVI, 1899, p. 235—297.

[3]) E. STRASBURGER. *Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.* Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900.

[4]) E. STRASBURGER. *Typische und allotypische Kernteilung.*

CHARLES E. ALLEN. *Das verhalten der Kernsubstanz während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense.*

K. MIYAKE. *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen.*

J. B. OVERTON. *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906.

te voren voor somatische kernen was geschied, namen zij in de kernen der moedercellen waar, dat een gedeelte van elk chromosoom in het ruststadium niet gealveoliseerd was en daardoor zichtbaar bleef. OVERTON gaf aan deze chromatine-lichamen den naam van prochromosomen. In de moedercellen liggen deze nu reeds van den beginne af gepaard, of wel de paring wordt eerst kort voor de synapsis duidelijk. In elk geval zijn er evenveel paren van prochromosomen, als er paren van chromosomen bij de deelingen optreden. STRASBURGER noemde de prochromosomen in moedercellen gamosomen. Dan volgt het stadium der synapsis, waarbij de gamosomen elkander naderen en tot zygosomen samenkomen. Men stelde zich nu wel niet meer voor, dat de chromosomen in één enkelen kerndraad achter elkaar geplaatst waren, maar meende toch, dat er twee naast elkander liggende kerndraden aanwezig waren. In elk daarvan zouden weer de chromosomen van één der beide in het vegetatieve leven aanwezige stellen achter elkander gerangschikt zijn en wel zoo, dat in de beide kerndraden telkens twee homologe chromosomen tegenover elkander kwamen te liggen. In verband hiermede meende men nu ook, dat uit het synapsis-kluwen een doorloopende dubbele draad te voorschijn kwam, van welke de overlangsche helften uit de achter elkaar geplaatste en in de lengte gestrekte gamosomen zouden bestaan. Deze in de lengte gestrekte gamosomen noemde STRASBURGER gamomiten [1]). Vervolgens werd waargenomen, dat de gamomiten met elkander versmelten tot zygomiten, waarbij de dubbele natuur van den kerndraad verdwijnt. Men stelt zich voor, dat hierbij eene omwisseling van de stoffelijke

---

[1]) μίτος = draad.

dragers der erfelijkheid plaats grijpt. Bij Lilium schijnen de gamomiten ook wel reeds met elkander versmolten uit het synapsis-kluwen te voorschijn te komen. Later splitsen de zygomiten zich weer in gamomiten en treedt dus de dubbele draad weer op. Daarna zou deze zich in een generatief aantal paren segmenteeren. Deze worden korter en dikker en bij de eerste deeling gaan de beide chromosomen, die samen een paar vormden, naar de polen der spoel uiteen, waarbij zij eene overlangsche splitsing beginnen te vertoonen. Eene dergelijke paring en versmelting van chromosomen in de prophase, gevolgd door eene segmentatie in een generatief aantal leden na de synapsis, was reeds te voren door ALLEN [1]) beschreven. Opmerking verdient nog eene waarneming, die door MIYAKE bij Galtonia en Tradescantia werd gedaan. Bij deze planten zag hij na de synapsis een gereduceerd aantal paren optreden, naar hij meende, door segmentatie van een dubbel spireem. Nadat de paren waren gevormd, konden hun beide chromosomen echter uiteen wijken en met de chromosomen van andere paren reeksen van meerdere achter elkander liggende chromosomen vormen. Dit wekt den schijn, alsof een kerndraad met achter elkander geplaatste, in plaats van gepaarde chromosomen, op vroegere stadiën aanwezig geweest was.

Een belangrijk vraagpunt is ook, of inderdaad nu een dubbele kerndraad aanwezig is, en of elk dezer draden uit het generatieve aantal achter elkander geplaatste chromosomen bestaat. OVERTON laat zich

---

[1]) CHARLES E. ALLEN. *Chromosom reduction in Lilium canadense* Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 464—470 en *Nuclear division in the pollenmother-cells of Lilium canadense.* Annals of Bot, Vol. XIX, 1905, p. 189—258.

reeds in dien zin uit, dat het niet noodzakelijk is, dat de chromosomen in twee doorloopende draden gerangschikt zijn. ROSENBERG [1]) doet dit eveneens in eene studie over de reductie-deeling bij Listera, Tanacetum, Drosera en Arum. Maar in het bijzonder is GRÉGOIRE [2]) tegen het aannemen van een „spirème continu". Hij en BERGHS [3]) huldigen ook eene eenigszins andere opvatting van de synaptische verschijnselen als STRASBURGER, ofschoon zij in de hoofdzaken met hem overeenstemmen. Uit het netwerk van de rustende kern zien zij lange dunne draden optreden en geen gamosomen. Die dunne draden paren zich al voor het synapsis-stadium en doen dan het dikke spireem ontstaan. Later heeft GRÉGOIRE [4]) nog eens bij een aantal planten nagegaan, hoe de paren der diakinese ontstaan. Hij gebruikte voor dit onderzoek Galtonia, Allium fistulosum, Lilium speciosum en L. Martagon en Osmunda. Op het ruststadium volgt het leptonema-stadium, waarin paren van fijne draden optreden. In het nu volgende zygonema-stadium naderen die draden tot elkaar, maar blijven gescheiden. Er heeft nl. volgens GRÉGOIRE geen versmelting tusschen de chromosomen van een paar plaats. Door het samenkomen van de dunne draden twee aan twee worden schijnbaar onverdeelde dikke draden gevormd; dit heet daarom het pachynema-stadium. Dan verwijderen de beide samenstellende draden van elk paar zich weer van

---

[1]) O. ROSENBERG. *Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen.* Bot. Notiser, Lund, 1905, p. 1—24.

[2]) VICTOR GRÉGOIRE. *La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation.* La Cellule, Vol. XXI, 1904, p. 297—314.

[3]) J. BERGHS. *La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale.* La Cellule, Vol. XXI, 1904 en Vol. XXII, 1905.

[4]) VICTOR GRÉGOIRE. *La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux.* La Cellule, Vol. XXIV, 1907, p. 369—420.

elkander en winden zich in het strepsinema-stadium dikwijls om elkander. „Il sont plus ou moins notablement entrelacés l'un autour de l'autre. Ces entrelacements sont absolument caractéristiques de la prophase hétérotypique" [1]). Deze om elkaar gewonden paren „n'ont plus à subir qu'un raccourcissement et un épaississement progressifs pour devenir les gemini définitifs de la diacinèse" [2]).

Hieruit blijkt dus, dat GRÉGOIRE en STRASBURGER het geheel met elkander eens zijn, dat de paren der diakinese reeds zeer vroeg in de prophase als zoodanig optreden. Slechts ten opzichte van ondergeschikte punten verschillen zij van meening. STRASBURGER ziet daarbij dikke gamosomen, GRÉGOIRE echter fijne draden zich paren; de eerste neemt tevens tijdens of na de synapsis eene versmelting waar, die door GRÉGOIRE wordt ontkend.

Wat het hoofdpunt betreft hebben verschillende onderzoekers zich aan de zijde van STRASBURGER en GRÉGOIRE geschaard. Sommigen nemen daarbij echter in de prophase eene paring van dikke gamosomen, zooals STRASBURGER, anderen eene paring van parallele draden, zooals GRÉGOIRE, waar. Tot de eerstgenoemden behooren o. a. LAGERBERG, [3]) die bij Adoxa, en ROSENBERG [4]) die bij Hieracium dikke gamosomen waarnamen. Ook de opvatting van het verloop der praesynaptische stadiën bij Nymphaeaceae,

---

1) l. c., p. 372.

2) l. c., p. 373.

3) T. LAGERBERG. *Ueber die praesynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von Adoxa moschatellina.* Bot. stud. tillägn. F. R. Kjellman, Uppsala, 1906.

4) O. ROSENBERG. *Cytological studies on the apogamy in Hieracium.* Bot. Tidsskrift, Bd. 28, 1907, p. 143—170.

O. ROSENBERG. *Zur Kenntnis der praesynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung.* Svensk Bot. Tidskr., Bd. 1, 1908.

zooals die door LUBIMENKO en MAIGE [1]) is gegeven, stemt hiermede overeen. Gamosomen heeft ook OVERTON [2]) onlangs weer gezien bij Thalictrum purpurascens, Calycanthus floridus en Richardia africana. ROSENBERG [3]) beschrijft, dat bij Crepis virens slechts 6 chromosomen in het vegetatieve leven voorkomen en dat deze bij de deelingen drie paren van verschillende lengte vormen. In de rustende vegetatieve kernen, zoowel als in de kernen der pollen-moedercellen, zijn 6 meer of minder duidelijk in paren gerangschikte prochromosomen te zien. In de synapsis liggen fijne draden paarsgewijze en versmelten ten slotte met elkander. Ook hier zijn dus oorspronkelijk gamosomen, die zich tot dunne draden strekken. LUNDEGÅRDH [4]) neemt bij Calendula officinalis, Achillea Millefolium, Anthemis tinctoria en Matricaria Chamomilla in de rustende kernen der pollen-moedercellen meest duidelijk gepaarde prochromosomen waar. Deze strekken zich tot gamomiten en smelten vervolgens ineen. Zoo zijn dus tal van voorbeelden te noemen, waarin het optreden van gamosomen, m. a. w. van grootere chromatine-massa's, die in aantal met de chromosomen overeenstemmen, is beschreven.

Aan den anderen kant is het copuleeren van fijne draden in de prophase, zonder dat eerst gamosomen

---

[1]) W. LUBIMENKO et A. MAIGE. *Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées.* Rev. gén. de Bot., T. XIX, 1907.

[2]) J. B. OVERTON. *On the Organization of the Nuclei in the Pollen Mother-cells of Certain Plants*, etc. Ann. of Bot., Vol. XXIII. Jan. 1909.

[3]) O. ROSENBERG. *Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen.* Svensk Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909, H. 1.

[4]) HENRIK LUNDEGÅRDH. *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen.* Svensk Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909, H. 1.

optreden, door CARDIFF [1]) beschreven en eveneens door LUNDEGÅRDH, en wel bij Trollius europaeus, alsmede door YAMANOUCHI [2]) bij de spore-vorming van Nephrodium molle.

Alle tot dusver genoemde onderzoekers zijn het er dus over eens, dat in de rustende kernen der moedercellen chromosomen gepaard naast elkander liggen en dat zij aldus gepaard blijven tot aan het stadium der diakinese.

Andere, eveneens talrijke, schrijvers hebben zich echter niet met de opvattingen van STRASBURGER en GRÉGOIRE kunnen vereenigen. Ook zij zien dikwijls de scheiding, die vroeger beschouwd werd als eene eerste lengtesplitsing. Maar zij besluiten hieruit niet tot eene paarsgewijze ligging der chromosomen in de prophase. Veeleer houden zij deze scheiding voor eene werkelijke splitsing, voor die nl., die de chromosomen bij eene normale deeling zouden ondergaan. Deze aanduiding van eene lengtesplitsing zou dan weer verdwijnen, naarmate het spireem korter en dikker wordt. Volgens hunne opvatting bestaat er wèl een doorloopende kerndraad, waarin de chromosomen achter elkander zijn gerangschikt. Uit het synapsis-kluwen zouden lissen te voorschijn komen en hunne beenen zouden ieder een chromosoom vertegenwoordigen. De paren der diakinese zouden zóó tot stand komen, dat de beenen dezer lissen zich tegen elkander zouden leggen, terwijl eene dwarsche doorsnoering der lissen aan het distale einde plaats vond. Als een der voor-

---

[1]) I. D. CARDIFF. *A study of synapsis and reduction.* Bull. Tor. Bot. Club, Bd. 33, 1906, p. 271—306.

[2]) SH. YAMANOUCHI. *Sporogenesis in Nephrodium.* Bot. Gaz., Bd. 45, Jan. 1908, p. 1—30.

naamste vertegenwoordigers dezer richting moet FARMER [1]) genoemd worden. Opmerkenswaardig is, dat hij en zijne medewerkers MOORE en SHOVE gedeeltelijk dezelfde planten onderzochten als STRASBURGER en GRÉGOIRE; zoo bijv. Lilium, Osmunda en Tradescantia. Hetzelfde geldt voor MOTTIER [2]), die bijv. Podophyllum, Lilium, en Tradescantia bestudeerde. SCHAFFNER [3]), die ook eene Liliumsoort, nl. L. tigrinum nevens Agave virginica onderzocht, kwam tot een gelijk resultaat. Verder noem ik als aanhangers van FARMER nog LEWIS [4]), die geen paring van chromosomen in praesynaptische stadiën waarnam en voor Pinus en Thuja beschrijft, dat hier dwarsche doorsnoeringen in een postsynaptisch spireem plaats hebben. Merkwaardig is, dat YAMANOUCHI, die bij Nephrodium wel paring gevonden had, daarvan bij Fucus [5]) niets kon ontdekken. Hier neemt hij een enkelvoudig spireem waar, dat uit de afwisselend achter elkander gerangschikte vaderlijke en moederlijke chro-

---

[1]) J. B. FARMER and J. E. S. MOORE. *New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants.* Proc. of the Royal Soc., Vol. 72, 1903.

J. B. FARMER and J. E. S. MOORE. *On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants.* Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 48, 1905.

J. B. FARMER and D. SHOVE. *On the structure and development of the somatic and heterotypic chromosomes of Tradescantia virginica.* Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 48, 1905.

[2]) D. M. MOTTIER. *The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother cells.* Bot. Gaz., Bd. 40, 1905 en Ann. of Bot., Bd. XXI, 1907.

[3]) J. H. SCHAFFNER. *Chromosome reduction in the microsporocytes of Lilium tigrinum.* Bot. Gaz., Bd. 41, 1906, en Ann. of Bot., Bd. XX, 1906.

J. H. SCHAFFNER. *The reduction division in the microsporocytes of Agave virginica.* Bot. Gaz., Bd. 47, 1909.

[4]) I. M. LEWIS. *The behavior of the chromosomes in Pinus and Thuja.* Ann. of Bot., Bd., XXII, 1908.

[5]) SH. YAMANOUCHI. *Mitosis in Fucus.* Bot. Gaz., Bd. 47, 1909.

mosomen zou bestaan, en ziet hij lissen optreden, die ieder twee met de einden verbonden chromosomen zouden vertegenwoordigen. In deze verhandeling vermeldt hij reeds voorloopig, dat hij bij Osmunda wel de paring der chromosomen heeft waargenomen en hij uit dus de meening, dat er twee typen van reductie-deeling zouden kunnen bestaan. Verder staan ook GREGORY [1]) en WILLIAMS [2]) aan de zijde van FARMER.

Ten slotte wil ik er nog op wijzen, dat de drie onderzoekers, die de reductie-deeling bij soorten van Oenothera [3]) hebben bestudeerd, nl. GATES bij O. rubrinervis, GEERTS bij O. Lamarckiana en DAVIS bij O. grandiflora, van meening zijn, dat deze hier volgens het schema van FARMER verloopt. GATES neemt in de prophase nog eene dubbele structuur waar, maar meent die in den zin van FARMER te moeten uitleggen. GEERTS heeft ook daarvan niets waargenomen. Beiden zien zij na de synapsis het vegetatieve aantal chromosomen optreden, dikwerf in lange reeksen achter elkaar gerangschikt. DAVIS ziet in dit stadium een zevental ringen optreden, van welke een deel uit lissen zouden ontstaan zijn, die uit het synapsis-kluwen te voorschijn kwamen. GATES maakte uit zijne onderzoekingen deze gevolgtrekking [4]). „Evidence from this and other work shows that there are two general methods of chromosome reduction in plants, one involving a side-by-side

---

[1]) R. P. GREGORY. *Spore-formation in leptosporangiate ferns.* Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904.

[2]) J. L. WILLIAMS. *Studies in the Dictyotaceae.* I. Ann. of Bot., Bd. 18, 1904.

[3]) l. c.

[4]) R. R. GATES. *The behavior of the chromosomes in Oenothera lata × O. gigas.* Bot. Gaz., Bd. 48, 1909, p. 195.

pairing of chromatin threads (parasynapsis) to form a double spirem; the other involving an end-to-end arrangement (telosynapsis) of the maternal and paternal chromosomes to form a single spirem, which may afterward split longitudinally". Het komt mij voor, dat, waar het een zoo fundamenteel en gewichtig verschijnsel geldt, dit alsnog niet aannemelijk is. Op dit punt zal ik echter terugkomen, nadat ik in de beide volgende paragrafen beschreven zal hebben, hoe bij Spinacia de reductie-deeling verloopt.

---

§ 2. *Het ontstaan der diakinese-paren bij Spinacia.*

Zooals ik reeds in de inleiding heb gezegd, heb ik de reductie-deeling voornamelijk bij de ontwikkeling van het stuifmeel bestudeerd, terwijl ik de deelingen van embryozak-moedercellen slechts in zooverre onderzocht heb, als noodig was, om mij er van te overtuigen, dat zich hierbij dezelfde verschijnselen voordoen, als in de pollen-moedercellen. Om deze reden zal ik beginnen met eene beschrijving van mijne waarnemingen aan deze laatsten. Vooraf moge eene opmerking ingelast worden over de vraag, hoe men den ouderdom der preaparaten beoordeelen kan.

Op doorsneden door jeugdige antheren, waarin de moedercellen der stuifmeelkorrels zich in het ruststadium bevinden, kan men zien, dat zoowel deze cellen, als de omgevende wand- of tapeten-cellen nauwkeurig aaneensluiten. Deze wandcellen kleuren zich in dit stadium iets donkerder dan de moedercellen. Naarmate deze

laatsten verder in hare ontwikkeling vorderen, wordt dit verschil in kleur allengs duidelijker. Tegelijkertijd beginnen de wandcellen en later ook de moedercellen elkander los te laten. Door op deze beide kenmerken te letten, kan men bij het onderzoeken van een praeparaat terstond beoordeelen in welk stadium der ontwikkeling de moedercellen in eene bepaalde anthere zich bevinden. Tot aan de synapsis plegen de moedercellen en meestentijds ook de wandcellen aaneengesloten te blijven en kleuren de laatsten zich slechts weinig donkerder dan de eersten. Hierdoor kan men dus steeds met groote zekerheid beslissen, of men een prae- dan wel een postsynaptisch stadium bestudeert.

De kernen der moedercellen vertoonen in het ruststadium bijna geen kleurbare deeltjes. Slechts de nucleolus is duidelijk zichtbaar. Zoodra echter de prophase der deeling is begonnen, treden kleine korrels van chromatine op. Van deze liggen telkens verscheidene achter elkander op een linine-draad. Deze draden liggen op geringe afstanden paarsgewijze en dragen de korrels van chromatine telkens twee aan twee tegenover elkander. Nu naderen deze draden tot elkaar en de chromatine-korrels smelten inéén (Pl. I, fig. 7). Daardoor ontstaan banden, die dus uit twee fijne parallele draden bestaan, waartusschen hier en daar ophoopingen van chromatine liggen. Tusschen een zoodanigen band en een smal chromosoom, dat zich in de prophase van eene typische kerndeeling bevindt, valt eene sterke overeenkomst op te merken (vergelijk tekstfiguur C, blz. 83). Uit het verdere verloop der deeling blijkt dan ook, dat zulk een fijne linine-draad met achter elkander geplaatste chromatine-korrels een chromosoom vertegenwoordigt. De band, die op deze wijze door het tot elkaar naderen van twee

draden en de versmelting hunner chromatine-korrels wordt gevormd, bestaat dus uit twee zijdelings met elkander verbonden chromosomen. Daar in het vegetatieve leven bij Spinacia 12 chromosomen worden aangetroffen, zou men dus ook verwachten 6 dergelijke banden te zien. Op deze allervroegste stadiën is dit echter nog niet mogelijk. Wel zag ik, dat nu tegen den nucleolus eenige, en wel zeer dikwijls juist 6, zich donkerkleurende korrels liggen en dat van deze uit telkens een paar linine-draden zijn oorsprong schijnt te nemen. Over de mogelijke beteekenis hiervan zal ik in de laatste § van dit hoofdstuk spreken. Zoodra de prophase iets verder is gevorderd, kan men in vele cellen echter 6 banden, d. w. z. 6 paren van chromosomen, onderscheiden. Fig. 8 en Fig. 9 op Pl. I geven twee kernen weer, die zich in dit stadium bevinden. Dat de banden, die in deze beide figuren worden gezien, dubbel zijn, blijkt ten eerste uit de vele splijtingen, die er in voorkomen. Men ziet deze in beide figuren bijv. in het chromosomenpaar, dat met 1 is gemerkt, verder in het paar 4 in Fig. 9, enz. In de tweede plaats blijkt de dubbelnatuur der banden uit de dubbele uiteinden, die dikwijls worden gezien, zoo bijv. bij band 3 in Fig. 8 en bij band 1 in Fig. 9. Uit deze figuren volgt, dat er niet van een doorloopenden dubbelen kerndraad en nog minder van een enkelvoudigen kerndraad sprake kan zijn. Elk der 12 chromosomen treedt in de prophase op als een fijn draadje, waarop chromatine-korrels geplaatst zijn en dat twee vrije uiteinden heeft. Twee parallele draden vormen samen een band, die dus ook twee vrije uiteinden heeft. De 6 banden moeten dus te zamen 12 vrije uiteinden hebben. Maar het is niet altijd mogelijk, om in één kern deze allen te zien. Dit

is bijv. het geval in het stadium, dat in Fig. 10, Pl. I is afgebeeld. Wel blijkt hier door de vele splijtingen, waarvan er een paar door een sterretje zijn aangeduid, dat de banden dubbel zijn. Verder moet nog opgemerkt worden, dat men natuurlijk niet in alle moedercellen zoo fraaie stadiën kan waarnemen, als in de figuren 8, 9 en 10 zijn afgebeeld. Het komt mij voor, dat de praesynaptische stadiën voor verschillende invloeden buitengewoon gevoelig zijn. Somtijds ziet men in eenzelfde anthere talrijke moedercellen, wier kernen er uitzien als in de genoemde figuren, en andere, in wier kernen men slechts een verward complex van dunne draden waarneemt. Moet dit daaraan worden toegeschreven, dat deze kernen bijzonder arm zijn aan chromatine? Waarschijnlijker schijnt het mij toe, dat het zeer moeilijk is, om de praesynaptische stadiën zóó te fixeeren, dat de structuur in alle cellen geheel onveranderd blijft. Overigens vormen ongetwijfeld de beelden, zooals ik ze heb geteekend, de meerderheid en hier is geen twijfel aan de dubbele natuur der banden mogelijk. Misschien staat hiermede in verband, dat ook bij die stadiën, die onmiddellijk aan de vorming van het synapsis-kluwen voorafgaan, niet altijd eenzelfde structuur wordt waargenomen. Fig. 11 op Pl .I toont een beeld, dat zich aan de figuren 8 en 9 aansluit. De banden zijn rijker aan chromatine en daarbij dikker en korter geworden. Overigens zijn er nog 6 te zien en verraden zij hunne dubbele natuur door splijtingen en door gevorkte uiteinden, zooals die bijv. aan het rechtsche einde der paren 1 en 2 voorkomen. De synaptische contractie is hier begonnen. Hierop volgen stadiën, als die, welke in Fig. 14 en 15 afgebeeld zijn en waarin het synapsis-kluwen bijna gereed is. Ook hier blijkt

de dubbele natuur der draden nog door splijtingen. Deze ziet men bijv. in Fig. 14 bij *.

Het is mij opgevallen, dat er een verband schijnt te bestaan tusschen den nucleolus en het complex der chromosomen. Reeds naar aanleiding van hetgeen in Fig. 7 op Pl. I is afgebeeld heb ik hierop gewezen. Bij het ontstaan van het synapsis-kluwen trof het mij, dat dit steeds tusschen den nucleolus en den kernwand schijnt aangelegd te worden. In Fig. 13 ziet men, hoe de nucleolus door het ontstaan van het synapsis-kluwen van den kernwand afgedrongen wordt. In verreweg de meeste gevallen ligt hij later aan de van den wand afgekeerde zijde van dit kluwen, terwijl dit laatste tegen den kernwand ligt. Daarbij blijven nucleolus en kluwen met elkander verbonden. Fig. 13 toont een synapsis-kluwen, waarin men de 6 paren der chromosomen niet kan onderscheiden. Hetzelfde is het geval in Fig. 12. Deze figuur heb ik echter geteekend, omdat twee der paren er bijzonder duidelijk in uitkomen. Zij zijn met a en b gemerkt en vertoonen zeer fraaie splijtingen en dubbele uiteinden.

Thans is het stadium der synapsis bereikt. Fig. 1, Pl. II geeft eene afbeelding van eene dwarsche doorsnede eener anthere, welker moedercellen zich in dit stadium bevinden. De wandcellen zijn begonnen elkander los te laten en vertoonen meestal twee kernen.

Dat tapeten-cellen meerkernig kunnen worden, is een verschijnsel, dat in den laatsten tijd vaak de aandacht heeft getrokken. Het wordt door eene deeling van de oorspronkelijk aanwezige kern te weeg gebracht, waarop geene celdeeling volgt. Ook kunnen wel meer dan twee kernen in eene cel optreden, doch dit heb ik bij

Spinacia niet waargenomen. Van nu af aan kleuren deze wandcellen zich zeer donker.

Zooals wij gezien hebben, ontstond het synapsis-kluwen daardoor, dat 6 banden, ieder bestaande uit 2 zijdelings met elkander versmolten chromosomen, zich te zamen balden. Hieruit laten zich nu de volgende verschijnselen gemakkelijk verklaren. In Fig. 2, Pl. II ziet men, dat een dikke draad uit het kluwen, dat duidelijk met den nucleolus samenhangt, te voorschijn is gekomen en dat deze draad eene aanduiding van eene lengtesplitsing vertoont. Wanneer men nu bedenkt, dat het kluwen uit 6 door elkaar gewonden paren van draden bestaat, dan is het duidelijk, dat, wanneer een kluwen losser gaat worden, een draden-paar het eerst met een zijner vrije uiteinden te voorschijn kan komen of wel met een meer in zijn midden gelegen gedeelte. In dit laatste geval zal men dus eene lis zich uit het kluwen zien uitschuiven. Zulk een geval is in Fig. 3, Pl. II weergegeven. Hier is een gestrekte, duidelijke dubbele draad buiten het kluwen gekomen, terwijl men verder twee kleine lissen opmerkt. De ontwikkeling van het synapsis-kluwen schrijdt nu voort. In Fig. 4, Pl. II zijn er drie kleine lissen en twee gestrekte draden buiten gekomen, waarvan de beide laatsten weer duidelijk dubbel zijn. De knik bij a meen ik hierdoor te moeten verklaren, dat dit paar als lis is ontstaan en dat eerst later zijn eene uiteinde uit het kluwen vrij werd. In Fig. 5, Pl. II ziet men buiten het kluwen vier gestrekte draden en eene lis. In alle paren ziet men aanduidingen van overlangsche splitsingen, vooral in dat, hetwelk naar boven is gericht. De beide naar links gerichte vertoonen eene buiging, die waarschijnlijk aanduidt, dat zij oorspronkelijk lissen waren.

Nog iets verder is het stadium gevorderd, dat Fig. 6, Pl. II vertoont. Hier ziet men drie lissen en drie gestrekte draden met hier en daar splijtingen. De beide naar links gerichte paren zijn klaarblijkelijk weer geopende lissen. Ik leg er den nadruk op, dat alle afgebeelde kernen van moedercellen niet door het mes waren aangesneden. Slechts die kernen heb ik voor het vervaardigen van teekeningen uitgekozen, waarboven en waarbeneden bij veranderde instelling van het microscoop protoplasma aanwezig bleek te zijn. Dat de lissen geopend zijn, kan dus niet door het wegsnijden van een gedeelte er van veroorzaakt zijn.

Een verder stadium toont Fig. 7, Pl. II. Het synapsis-kluwen wordt steeds kleiner en er komen drie lissen met vrije uiteinden, nl. die met 1, 2 en 3 zijn aangeduid, en drie gesloten lissen (4, 5 en 6) uit te voorschijn. De dubbele draden worden nu gelijkmatig korter en dikker, terwijl achtereenvolgens de verschillende lissen zich openen. In de figuren 8 en 9, Pl. II, is er nog maar één gesloten, in Fig. 10 zijn zij alle geopend. Dat de dikke draden hier werkelijk paren zijn, blijkt uit de hier en daar zichtbare splijtingen, en tevens daaruit, dat de beide uiteinden, die het meest naar links liggen, duidelijk dubbel zijn. Merkwaardig is, dat het door * aangeduide paar thans nog een knik vertoont, die er op wijst, dat het vroeger een lis-vorm moet gehad hebben. Ook ziet men, dat van alle paren het eene uiteinde in het nu veel kleiner geworden kluwen is blijven liggen.

In Fig. 11, Pl. II is een nog later stadium afgebeeld, waarin de paren nog korter zijn geworden. Verscheidene paren zijn duidelijk gespleten en ook dubbele uiteinden kan men bij a en b opmerken. In het met * aangeduide

paar ziet men weer een knik. Een dergelijk stadium toont ook Fig. 12, Pl. II. De paren a en b hebben hier elk een fraai gevorkt uiteinde, de overige paren vertoonen in hun midden eene overlangsche splitsing. Dit is ook bij de beide onderste het geval, die eene V-vormige gedaante hebben, waarschijnlijk ten gevolge van een vroegeren lis-vorm. De paren blijven, zelfs tot onmiddellijk vóór de diakinese, met hun eene uiteinde in het kluwen samenhangen. Dit blijkt duidelijk uit Fig. 13, Pl. II. Hier hebben zij hunne definitieve gedaante bereikt, op het bovenste na, dat nog geknikt is, maar duidelijk volgens de lengte is gesplitst. De overige paren bestaan uit twee naast elkander liggende chromosomen, die nu uiteen kunnen wijken, zoodat zij eene O of eene V gaan vormen. Twee dergelijke paren zijn in deze kern juist vrij gekomen.

Thans volgt het stadium der diakinese, dat door de figuren 14—18, Pl. II wordt voorgesteld. Kenmerkend hiervoor is, dat de paren zeer dikwijls een ring- of een V-vorm aannemen. Zoo merkt men in Fig. 14 vijf V-vormige paren en één ringvormig paar (a) op; V-vormige paren zijn ook in de overige figuren afgebeeld; een ring ziet men links van den nucleolus in Fig. 16. Ook is het mogelijk, dat de beide leden van een paar elkander geheel los laten. Dit is bijv. bij * in Fig. 16 geschied.

Vatten wij nu de gegeven beschrijving van het ontstaan van de paren der diakinese bij de pollen-vorming in korte woorden te zamen. De 12 in het vegetatieve leven aanwezige chromosomen leggen zich in een vroeg praesynaptisch stadium twee aan twee naast elkander, en wel in den vorm van dunne draden, waarop van afstand tot afstand chromatine-korrels worden waar-

genomen. Deze laatsten versmelten met elkander en zoo ontstaan 6 banden, die ieder een paar chromosomen vertegenwoordigen en dus twee vrije uiteinden hebben. In het synapsis-kluwen zijn deze banden door elkander gewonden. Wanneer dit zich gaat ontwikkelen, kan van een paar het eerst één der vrije uiteinden te voorschijn komen, maar in den regel treedt een meer naar het midden gelegen gedeelte als lis naar buiten. Elke zoodanige lis bestaat uit twee naast elkander liggende en niet uit twee achter elkaar geplaatste chromosomen, en is dus eigenlijk eene dubbele lis. In den regel komt ten slotte het eene uiteinde van elk lisvormig paar uit het kluwen vrij, waarbij eene gelijkmatige verkorting en verdikking van de beide leden van het paar plaats grijpt. Hierbij kan de vroegere lis-vorm als knik ook dan kenbaar blijven, als het paar reeds sterk verkort is. Met het andere uiteinde blijven de 6 paren langen tijd in het kluwen te zamen hangen. Dit duurt in den regel tot onmiddellijk vóór de diakinese. Dan wordt het verband verbroken en plaatsen de paren zich tegen de kernmembraan, waarbij zij O-vormig of V-vormig kunnen worden of zelfs geheel in de beide samenstellende chromosomen kunnen uiteen vallen.

Thans ga ik over tot de beschrijving van mijne waarnemingen aan embryozak-moedercellen. Zooals men zien zal, bevestigen zij het bovenstaande.

De jonge zaadknop is door een duidelijk dermatogeen overdekt. Eén subepidermaal gelegen peribleem-cel wordt tot archespoor-cel. Van een meercellig archespoor heb ik nooit eene aanduiding gevonden. Deze archespoor-cel deelt zich in eene periphere wandcel en in de meer naar binnen gelegen embryozak-moedercel. In het alge-

meen kan zich de wandcel nu op verschillende wijzen gedragen; zij kan door pericline wanden tot een enkele reeks van cellen worden, maar wanneer de embryozak-moedercel zeer breed wordt, kan bij de eerste deeling ook eene anticline wand optreden. Dit laatste heb ik bij Spinacia waargenomen en in Fig. 1, Pl. I afgebeeld. Terwijl nu de embryozak-moedercel de verschillende stadiën der reductie-deeling doorloopt, deelt zich de distaal gelegen laag van cellen door pericline wanden, zoodat de embryozak-moedercel allengs dieper in het nucellus-weefsel komt te liggen. Het aantal der lagen, dat aldus boven de embryozak-moedercel optreedt, schijnt bij de verschillende soorten van Spinacia te kunnen variëeren. Bij eene soort nam ik, tot het diakinese-stadium bereikt was, eene geleidelijke vermeerdering van het aantal lagen tot 5 waar; na de eerste deeling was dit aantal tot 7 gestegen. Daarentegen waren bij eene andere soort tijdens het synapsis-stadium reeds 4 à 6 lagen aanwezig en in het stadium, waarin de lissen uit het kluwen te voorschijn kwamen, telde ik er reeds 8.

In de embryozak-moedercel ziet men in de kern, wanneer deze de prophase van de deeling intreedt, gepaarde chromatine-korrels en fijne parallele draden, die hier en daar door chromatine zijn verbonden, juist zooals in de kernen der pollen-moedercellen. Dit is in Fig. 1, Pl. I weergegeven en wel iets overdreven, daar de lithograaf de lijnen iets te forsch heeft overgenomen. De ontwikkeling van het synapsis-kluwen heeft op dezelfde wijze plaats, als in de pollen-moedercellen. Dit blijkt uit de figuren 2 en 3 op Pl. I, waarin men dezelfde lissen en gestrekte draden, ook met aanduidingen van overlangsche splitsingen, ziet. Eene nauwkeurige beschouwing verdient Fig. 4, Pl. I. Men moet zich

voorstellen, dat de 6 paren alle met hun eene uiteinde uit het synapsis-kluwen zijn vrijgekomen. Het andere uiteinde ligt nog ongeveer in het midden van de kern, zoodat daar ter plaatse nog een rest van het kluwen aanwezig is. Het paar, dat met e e is gemerkt, is naar boven omgebogen, hetgeen waarschijnlijk weer aan een vroegeren lis-vorm moet toegeschreven worden, en bestaat klaarblijkelijk uit twee zijdelings naast elkander liggende chromosomen. Dit laatste is eveneens het geval met de paren a a, b b en c c. De periphere einden der paren d d en + + wijken uiteen. Merkwaardig is, dat de beide vertakkingen, d. w. z. de beide samenstellende chromosomen, nog eens gesplitst zijn. Ik schrijf dit toe aan het optreden van de overlangsche splitsing, die gewoonlijk eerst bij het einde van de eerste deeling duidelijk wordt. Dezelfde lengte-splitsing merkt men nog op latere stadiën op. Fig. 5, Pl. I toont eene kern van eene embryozak-moedercel kort voor de diakinese. In dit geval blijven de paren niet, zooals ik dat voor de pollen-vorming beschreef, tot dit tijdstip in het midden samenhangen. Men ziet, hoe zij uiteenglijden en daarbij nog bezig zijn korter en dikker te worden. In het paar nu, dat met a is aangeduid, is in beide chromosomen de bedoelde lengte-splitsing nog aanwezig. Ook in de diakinese, die door Fig. 6, Pl. I wordt voorgesteld, is zij waar te nemen. Men kan hier 4 gedrongen paren tellen en één paar, waarvan de beide chromosomen, die door * zijn aangewezen, elkander geheel hebben losgelaten. Bij a merkt men echter eene viertallige groep, eene tetrade, op. Toch zijn dit slechts 2 chromosomen. Maar deze zijn ieder in het bijzonder reeds in de lengte gesplitst. Gewoonlijk treedt deze splitsing eerst op, wanneer de chromosomen zich naar

de polen begeven en tetraden, zooals hier beschreven, behooren, ten minste in het plantenrijk, tot de uitzonderingen.

Over het algemeen bevestigt dus het onderzoek der embryozak-moedercellen, hetgeen voor de pollen-vorming beschreven is.

---

§ 3. *De heterotype en homoiotype deelingen bij Spinacia.*

Wanneer eenmaal de paren der diakinese gevormd zijn, verloopt de reductie-deeling bij Spinacia verder op dezelfde wijze, als bij andere planten thans algemeen wordt aangenomen. Daarom zal ik haar hier slechts voor de ontwikkeling van het stuifmeel beschrijven.

In den regel liggen de paren van chromosomen in de diakinese in den vorm van eene O of van eene V tegen den kernwand. Wanneer nu de deeling zal plaats hebben, verdwijnt de nucleolus en vermindert het volumen der kern. De lichtgekleurde plekken tusschen de chromosomen worden al kleiner en kleiner en ten slotte zijn de paren geheel door protoplasma omgeven. Men zegt dan, dat de kernmembraan verdwenen is. Merkwaardig is nu, dat de paren toch hunne O-vormige of V-vormige gedaante behouden hebben, zooals in Fig. 1 op Pl. III te zien is. Dit herinnert aan hetgeen BELAJEFF [1]) vroeger omtrent het tot stand komen der reductie heeft geschreven. Hij meende, dat de chromosomen zich paarsgewijze in den vorm van eene V of eene X in het aequatorvlak van de spoel zouden rangschikken en dat bij de heterotype deeling niet, zooals thans

---

[1]) BELAJEFF. *Ueber die Reduktionstheilung des Pflanzenkerns.* Ber. d. D. Bot. Ges., 1898.

algemeen wordt aangenomen, het eene chromosoom van een paar naar de eene pool, en het tweede naar de andere zou gaan, m. a. w. dat niet de beide beenen van eene V of X uiteen gaan, maar dat de V en de X zich overlangs zouden splijten. Daardoor zouden zich V-vormige of X-vormige paren naar beide polen begeven en zouden deze eerst bij de homoiotype deeling in hunne beide leden worden gescheiden.

Het bleek mij echter, dat in de kernplaat van de eerste deeling bij Spinacia de O-vormige of V-vormige paren niet meer te zien zijn (Fig. 2, Pl. III). Want de beide chromosomen van elk paar liggen nu tegen elkander en wel zoo, dat het eene naar de eene pool en het andere naar de tegenovergestelde gericht is. In den regel grijpen de spoeldraden de chromosomen bij dat uiteinde aan, dat het meest naar de binnenzijde van de spoel is gericht. Dit is in de Figuren 4 en 5, Pl. III weergegeven. Somtijds ziet men echter ook, dat een paar in het midden door de spoeldraden wordt aangegrepen (Fig. 3, Pl. III), waardoor dan de chromosomen bij hun uiteengaan een V-vorm aannemen. Meestal kan men nu in elke spoel één paar vinden, dat waarschijnlijk in het midden is aangevat. Zoo schijnt in Fig. 6, Pl. III, die de chromosomen op hun weg naar de polen toont, het meest linksche, zoowel in het bovenste, als in het benedenste complex, in het midden aan de spoeldraden vast te zitten. In Fig. 7, Pl. III, zijn de chromosomen bij de polen der spoel aangekomen en zijn die, welke met a gemerkt zijn, duidelijk V-vormig. Men zou nu kunnen meenen, dat deze V-vorm door het optreden van eene lengte-splitsing ontstaat. Inderdaad zijn in Fig. 7 alle chromosomen, die in Fig. 6 nog ongedeeld schenen, duidelijk in twee dicht tegen

elkander liggende helften gesplitst. Toch komt het mij voor, dat de beide in Fig. 7 met a gemerkte een V-vorm hebben, omdat zij in hun midden door de spoeldraden werden aangegrepen en niet, omdat de twee overlangsche helften iets verder uiteen wijken, dan bij de andere chromosomen.

Ik besluit hiertoe op grond van een verschijnsel, dat ik in Fig. 8, Pl. III heb afgebeeld. Men ziet, dat tusschen de chromosomen alveolen zijn opgetreden, waardoor zij van elkander worden gedrongen. Daarbij spreiden de beide overlangsche helften van elk chromosoom, die bij het einde der deeling zichtbaar zijn geworden, zich dikwijls uiteen, zoodat weer V-vormige figuren ontstaan. Bij * in Fig. 8 ziet men nu een chromosoom, dat duidelijk eene dubbele V vormt. Dit maakt het zeer waarschijnlijk, dat dit in het midden door de spoeldraden was aangevat. Daardoor toch kon het, terwijl het zich naar de pool begaf, den V-vorm krijgen. Tegelijk met de overige chromosomen onderging ook dit eene bij het einde der deeling eene overlangsche splitsing, en zoo ontstond dus de dubbele V. Bij het ontstaan der dochterkernen wordt dit nu duidelijker. Zooals later beschreven zal worden, is het niet onwaarschijnlijk, dat in elke spoel steeds één chromosomenpaar in het midden doer de spoeldraden wordt aangevat.

De alveolen, zooals zij in Fig. 8 worden waargenomen, worden steeds grooter, omgeven ten slotte de chromosomen, en de protoplasma-armpjes er tusschen verdwijnen. Zoo ontstaan de dochterkernen, waarvan er in Fig. 9 en Fig. 10, Pl. III twee zijn afgebeeld. De chromosomen veranderen daarbij niet in belangrijke mate van gestalte. De door de lengte-splitsing veroorzaakte dubbelnatuur komt echter meestal duidelijk uit. Nucleolen treden nu niet op.

Een punt, waarop ik nog wijzen moet, is het gedrag der doorloopende spoeldraden. Wanneer de chromosomen op weg zijn naar de polen der spoel, blijven er tusschen deze nog slechts zeer weinig verbindingsdraden over (Fig. 6). Wanneer dan de chromosomen bij de polen zijn aangekomen en de dochterkernen dus beginnen te ontstaan, wordt de ruimte tusschen deze laatsten geheel met protoplasma gevuld en het heeft den schijn, alsof de spoeldraden, die nog aanwezig waren, worden verbroken en gedesorganiseerd. In het protoplasma merkt men nu talrijke extranucleaire nucleolen op. Later, wanneer de dochterkernen gevormd zijn, is echter een duidelijke phragmoplast of complex van verbindingsdraden tusschen de beide dochterkernen aanwezig. Het komt mij onwaarschijnlijk voor, dat deze secundaire verbindingsdraden door splijting van de primair aanwezige zouden zijn ontstaan, zooals thans vrij algemeen wordt aangenomen. Veeleer schijnt het, dat het cytoplasma tusschen de beide dochterkernen zich opnieuw tot fijne draden differentieert en dat daardoor de phragmoplast ontstaat. Deze voorstelling stemt overeen met hetgeen door Postma [1]) onlangs voor het ontstaan van den phragmoplast bij de vegetatieve deelingen in de worteltoppen van Allium is beschreven. In Fig. 9, Pl. III is een deel van den phragmoplast naast de kern te zien, terwijl de geheele phragmoplast, zooals die tusschen de dochterkernen aanwezig is, in Fig. 13, Pl. III afgebeeld is.

Nadat zij zich eenigen tijd in den afgebeelden rusttoestand hebben bevonden, gaan de dochterkernen zich opnieuw deelen. De kernholte wordt allengs kleiner;

---

[1]) G. Postma. *Bijdrage tot de kennis van de vegetatieve celdeling bij de hogere planten.* Diss. Groningen, 1909.

protoplasma-verbindingen treden tusschen de chromosomen op; kleine alveolen zijn er nog tusschen zichtbaar (Fig. 11 en Fig. 12, Pl. III.) Maar ten slotte zijn ook deze verdwenen en liggen de chromosomen, die nog min of meer duidelijk hunne dubbele natuur vertoonen, vrij in het protoplasma. Het is een opvallend verschijnsel, dat thans in het protoplasma rondom de chromosomen, die zich in de kernplaat rangschikken, groote alveolen gezien worden. Dit blijkt uit Fig. 13, Pl. III en zal in het volgende hoofdstuk eene nadere bespreking vinden. Evenzoo het verschijnsel, dat in de onderste spoel van Fig. 13 waarneembaar is, nl. dat de helften der chromosomen het eerst uiteenwijken aan dat einde, dat niet aan de spoeldraden bevestigd is.

De bouw van de kernplaten dezer tweede deeling en de wijze, waarop de reeds bij het einde der eerste deeling ontstane helften der chromosomen uiteengaan, blijkt uit de figuren 14—17 op Pl. III. Fig. 14 stelt eene kernplaat voor van de pool gezien. Tusschen de chromosomen is het veld donkerder tengevolge van de aanwezigheid der spoel en hier en daar ziet men ook aanduidingen van spoeldraden. Aan twee der chromosomen neemt men een V-vorm waar. Dit kan nu daardoor komen, dat het chromosoom als eene dubbele V bij de pool der eerste deeling is aangekomen, zooals ik beschreven heb, en de beide V-vormige helften thans boven elkaar in het aequatorvlak van de spoel liggen. Maar ook is het mogelijk, dat de twee boven elkaar liggende helften van een normaal staafvormig chromosoom ten opzichte van elkander een weinig zijn verschoven en dat daardoor de V-vormige figuur ontstaat. In elk geval kan het ook bij deze deeling voorkomen, dat een chromosoom in zijn midden door de spoeldraden wordt

aangevat. Dit blijkt duidelijk uit Fig. 17. Men ziet hier, hoe de helften van het éène chromosoom aan het naar de binnenzijde van de spoel gerichte uiteinde worden aangevat, terwijl bij het andere de spoeldraden ongeveer in het midden der uiteengaande helften zijn bevestigd. Het eerste is de regel, zooals o. a. blijkt uit eene bezichtiging der in de figuren 15 en 16 afgebeelde spoelen. Bij * in Fig. 16 merkt men echter een chromosoom op, dat gebogen is en zeer wel in zijn midden aan een bundel spoeldraden bevestigd kan zijn.

Naar aanleiding van hetgeen ik bij de spoelen der eerste deeling waarnam, heb ik het vermoeden geuit, dat in elk hunner de chromosomen van één paar in hun midden door de spoeldraden worden aangegrepen. Het is nu niet onwaarschijnlijk, dat hetzelfde bij de spoelen der tweede deeling het geval is. Dit zou dan overeenstemmen met hetgeen reeds in 1900 door Strasburger [1]) voor enkele planten is beschreven. Hij deelt namelijk mede, dat in de prophase van de tweede deeling de volgens de lengte gesplitste chromosomen op dezelfde plaats door de spoeldraden worden aangevat, waar zij bij het einde der eerste deeling aan deze bevestigd waren. Was een chromosoom bijv. bij de eerste deeling aan zijn uiteinde door de spoeldraden aangegrepen, dan zal dat ook bij de tweede deeling weer het geval zijn. Evenzoo heeft eene aanhechting in het midden bij de eerste deeling eene dergelijke bij de tweede ten gevolge. Hieruit volgt nu, dat, wanneer mijn vermoeden juist is, dat bij Spinacia bij de eerste

---

[1]) E. Strasburger. *Ueber Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.* Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. Fischer, 1900.

deeling één chromosoom in zijn midden wordt aangegrepen, dit ook bij de tweede deeling het geval moet zijn. Dit zou dan een argument zijn voor de continuïteit der trekdraden, voor hunne aanwezigheid ook in den rusttoestand der kernen, alhoewel men ze dan niet kan waarnemen. Op dit punt kom ik echter in de volgende § terug.

Eene spoel der tweede deeling wordt ook door Fig. 18, Pl. III. weergegeven. De chromosomen wijken hier in twee groepen naar de polen uiteen en in het aequatorvlak blijven, evenals bij de eerste deeling, slechts weinig doorloopende spoeldraden over. Het hoogst liggende en in de figuur dan ook het donkerst geteekende chromosoom in elke groep is klaarblijkelijk in zijn midden aan de trekdraden bevestigd. Het heeft nl. een V-vorm, hetgeen vooral in de onderste helft der figuur duidelijk is. Het valt op, dat deze spoelen in dit stadium in het algemeen forscher zijn, dan zoolang de kernplaat nog aanwezig is.

Thans verdwijnt langzamerhand de phragmoplast der eerste deeling en, wanneer de chromosomen bij de polen zijn aangekomen, zooals in Fig. 19, Pl. III is geteekend, is daarvan niets meer te zien. In de moedercellen zijn nu vier groepen van 6 chromosomen aanwezig en tusschen deze bevindt zich dicht plasma, waarin men onregelmatig verloopende spoeldraden kan zien. Nog steeds kan men waarnemen, dat één der chromosomen in elke groep een V-vorm heeft. Dit blijkt bijv. in de meest linksche groep in Fig. 19, waar men op het eerste gezicht 7 chromosomen meent te zien. Inderdaad zijn er echter slechts 6, maar een er van is V-vormig (bij a) en doet zich daardoor voor als twee.

Tusschen deze chromosomen treden nu weer alveolen

op (Fig. 20, Pl. III), die allengs grooter worden en hen ten slotte omgeven. Dan zijn de kernen der stuifmeelkorrels gereed. De korrels zelven ontstaan door eene tetrade-deeling der moedercellen. Aanvankelijk kunnen de chromosomen in de kernen compact blijven, of wel er treden alveolen in op en zij verdeelen zich tot een netwerk. In Fig. 21 en 23, Pl. III zijn die alveolen nog niet duidelijk te zien; wel echter in Fig. 22.

Na eenigen tijd deelt zich nu de primaire kern van de stuifmeelkorrel en wordt op de bekende wijze eene generatieve cel gevormd. Ik nam waar, dat deze zich reeds in de anthere van den wand der stuifmeelkorrel los maakt en dan vrij in de cel komt te liggen. Dit geschiedt op dezelfde wijze als STRASBURGER [1]) voor Lilium heeft beschreven. Langzamerhand wordt de aanhechtingsplaats van de generatieve cel aan den wand der korrel kleiner. Daarbij dringt deze kleine cel dieper in de pollenkorrel door en ten laatste snoert zij zich geheel van den wand af. Nooit heb ik in de antheren stuifmeelkorrels met twee generatieve cellen gevonden en ik vermoed derhalve, dat ook hier de deeling van de generatieve cel eerst in de stuifmeelbuis plaats grijpt.

Ten slotte nog een enkel woord over de ontwikkeling der embryozakken. Deze leverde geene bijzondere verschijnselen op en verloopt geheel normaal. Zooals gewoonlijk ontstaat een embryozak met 8 kernen en vindt eene dubbele bevruchting plaats. Dientengevolge vindt men in de kernplaten van zich deelende endosperm-kernen 18 chromosomen. Dit zijn drie aan elkan-

---

[1]) E. STRASBURGER. *Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

der gelijke stellen. Nooit nam ik waar, dat hier de chromosomen zich in groepen van drie rangschikten, evenmin als in de syndiploide kernplaten der wortels ooit groepen van vier chromosomen optreden. Meestal lagen de 18 chromosomen ordeloos door elkander. Het aantal endosperm-kernen is ten slotte slechts gering. Het voedingsweefsel bestaat ten minste grootendeels uit perisperm. Volgens HEGELMAIER [1]) wordt bij Chenopodiaceae het endosperm later door het embryo geresorbeerd en is er in de rijpe zaden dus bij deze familie slechts perisperm aanwezig.

---

§ 4. *Bespreking der resultaten.*

Uit de beschreven waarnemingen volgt, dat bij Spinacia oleracea eene parallele conjugatie der chromosomen gedurende de synapsis plaats grijpt. Zij bevestigen dus de opvatting, die door STRASBURGER, GRÉGOIRE en talrijke andere onderzoekers wordt gehuldigd en die HÄCKER [2]) met den naam „Junktionstheorie" bestempelt. In § 1 van dit hoofdstuk hebben wij echter gezien, dat ten opzichte van ondergeschikte punten nog geene volkomen overeenstemming tusschen de aanhangers dezer leer is bereikt. In de eerste plaats bestaat nog geen zekerheid over de vraag, of de chromosomen in een doorloopend dubbel spireem gerangschikt zijn. In

---

[1]) HEGELMAIER. *Unters. über die Morphologie des Dikotylen-Endosperms.* Geciteerd in ENGLER en PRANTL. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* III. Teil. 1. Abt. a, p. 49.

[2]) V. HÄCKER. *Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger.* Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, herausgegeben von Spengel. Bd. 1, 1907.

de tweede plaats is de aard der elementen, die tijdens de synapsis met elkander paren, aan verschil van meening onderhevig. Ten derde is het de vraag, of slechts eene paring dezer elementen zonder versmelting plaats heeft, dan wel, of de chromosomen in de prophase der reductie-deeling niet alleen paren, maar bovendien ineensmelten. Ten aanzien van alle drie deze punten geven de resultaten van mijn onderzoek der reductie-deeling van Spinacia een antwoord.

Op de vraag, of de chromosomen in een doorloopend dubbel spireem zijn gerangschikt, dan wel zich nooit met hunne uiteinden vereenigen, geven vele der nieuwste verhandelingen geen beslissend antwoord. Zoo laten Overton en Lundegårdh de mogelijkheid open, dat bij verschillende van de door hen bestudeerde gewassen een doorloopende kerndraad aanwezig is. Rosenberg echter neemt bij Crepis virens niet slechts één maar meerdere spireemdraden waar en acht het dus waarschijnlijk, dat de chromosomen zich bij deze plant niet tot één doorloopend spireem vereenigen. Ook bij Spinacia heb ik geen aanduiding van een doorloopenden kerndraad kunnen vinden. Vóór de synapsis waren zeer dikwijls 6 banden, ieder met twee vrije uiteinden, zichtbaar (Fig. 8, 9 en 11, Pl. I), en na de synapsis deden zich ook geen verschijnselen voor, die er op konden wijzen, dat eene segmentatie van een spireem zou plaats grijpen.

Wat het tweede punt betreft, neemt Grégoire, zooals wij gezien hebben, aan, dat uit het netwerk van de rustende kern parallele fijne draden worden gedifferentieerd, die zich bij het intreden van het synapsis-stadium aaneenleggen, om eerst weder uiteen te wijken, nadat zij uit het kluwen als dubbele draden te voorschijn

zijn gekomen. STRASBURGER beschreef echter, dat vóór de synapsis dikke ophoopingen van chromatine optreden, die hij gamosomen noemde. In het kluwen-stadium naderen deze slechts tot elkander en spinnen zich tot dunne draden uit, om eerst veel later te copuleeren. Als gevolg daarvan treden uit het synapsis-kluwen nu eens twee naast elkander liggende dunne draden, die nog ineensmelten moeten, dan weer dubbele draden, waarin deze ineensmelting reeds heeft plaats gehad.

Bij Spinacia zag ik in vroege praesynaptische stadiën geen dichte ophoopingen van chromatine, zoodat er dus geen gamosomen, in een met dat der chromosomen overeenstemmend aantal, aanwezig zijn. Overeenkomstig met hetgeen door GRÉGOIRE is beschreven, zag ik fijne parallele draden optreden, waarop van afstand tot afstand chromatine-korrels zichtbaar waren. Deze draden naderden tot elkander, en daardoor ontstonden banden, die ieder twee chromosomen vertegenwoordigden. Hun aantal was het generatieve. Reeds voordat het synapsis-kluwen zich begon te vormen, was dus de copulatie begonnen. Uit het kluwen traden later dikke draden te voorschijn, die hoe langer hoe duidelijker eene overlangsche splitsing gingen vertoonen.

Onmiddellijk voordat het synapsis-kluwen ontstaat, zag ik dikwijls bij Spinacia, dat deze 6 lichamen, die dus ieder twee chromosomen vertegenwoordigden, veel korter waren dan de lissen, die later uit het kluwen te voorschijn zouden komen (Fig. 11, Pl. I). Deze lichamen komen hierin overeen met de zygosomen van STRASBURGER, maar verschillen er in dit opzicht van, dat hier blijkens de voorafgaande stadiën de beide chromosomen van elk paar reeds ineengesmolten zijn, terwijl zygosomen uit twee naast elkander liggende,

maar niet gecopuleerde gamosomen bestaan. Volgens STRASBURGER strekken deze zich naast elkander tot gamomiten en smelten eerst dan ineen. De lichamen, die ik bij *Spinacia* vóór de synapsis waarnam, strekken zich na het kluwen-stadium eveneens in belangrijke mate, evenals zygosomen dat doen. Men kan dus zeggen, dat het verloop der reductie-verschijnselen bij *Spinacia* in overeenstemming is met de waarnemingen van STRASBURGER, maar eveneens met die van GRÉGOIRE, omdat reeds in de vroege prophase fijne parellele draden met elkander paren.

Uit mijne waarnemingen en uit eene studie der literatuur meen ik dus te mogen besluiten, dat de ineensmelting der chromosomen op verschillende tijdstippen kan beginnen. Heeft eene plant in haar vegetatieve kernen sterk ontwikkelde prochromosomen en komen deze ook in de moedercellen voor, waarin zij dan gamosomen genoemd worden, dan zouden deze zich geheel op de wijze, als in 1905 door STRASBURGER en zijne leerlingen beschreven is, eerst tot fijne draden kunnen uitspinnen, alvorens te copuleeren. Hetzelfde zou in andere planten zonder of met kleinere prochromosomen het geval kunnen zijn, indien eene moedercel slechts een kort ruststadium doorloopt, nadat zij ontstaan was, en dus de chromosomen niet volledig in den rusttoestand waren overgegaan. Bij planten, in wier moedercellen echter om de een of andere reden tijdens den rusttoestand geen chromatine-massa's van aanzienlijke afmetingen, maar slechts een zeer fijn netwerk voorkomt, zooals ook bij *Spinacia* het geval is, zou dan de kans grooter zijn, dat fijne draden optreden, die reeds zeer spoedig tot copulatie overgaan, waarbij dan al of niet dikkere lichamen kunnen ontstaan,

die met zygosomen vergelijkbaar zijn. In de pollenmoedercellen van Spinacia heerscht nu in de verschillende cellen in dit opzicht een zekere graad van veranderlijkheid, die er voor pleit, dat de bedoelde typen van elkander niet wezenlijk verschillen.

Op de derde vraag, of de chromosomen in de prophase der reductie-deeling niet alleen paren, maar bovendien ineensmelten, heb ik hiermede tevens het antwoord gegeven. Daar GRÉGOIRE de copulatie tusschen de fijne draden in het zygonema-stadium ontkent, heb ik in het bijzonder ook op de paring der draden in de prophase der reductie-deeling gelet. Ik zag, dat de chromatinekorrels, die op de parallele linine-draden tegenover elkander gerangschikt waren, met elkander versmolten (Fig. 7, Pl. I.) De dikkere plekken in de banden, die daardoor ontstonden, kunnen niet verklaard worden door het om elkander gestrengeld zijn der beide chromosomen, die een band vormen. Ik wees er ook reeds op, dat een dusdanige band eene groote overeenkomst vertoont met het beeld, dat de typische deeling van een smal chromosoom oplevert. Verder wil ik er hier aan herinneren, dat de overlangsche helften van een chromosoom, dat zich in de prophase eener vegetatieve kerndeeling heeft gedeeld, dikwijls om elkander gestrengeld zijn. Dit verschijnsel is dus niet „absolument caractéristique de la prophase hétérotypique”, zooals GRÉGOIRE meent. Dit is ook daarom van beteekenis, omdat JANSSENS [1]) er eene „*Théorie de la Chiasmatypie*” aan heeft vastgeknoopt, volgens welke de chromosomen in de prophase van eene heterotype deeling bij hunne omstrengeling geheele stukken zouden omwisselen. Het komt

---

[1]) Zie: La Cellule, Bd. XXV, Juli, 1909.

mij voor, dat het winden van twee chromosomen om elkander in de prophase van de reductie-deeling of van de helften van één chromosoom in de prophase van eene typische deeling een mechanisch verschijnsel is, zonder verdere physiologische beteekenis.

Bij Spinacia nam ik, zooals ik reeds gezegd heb, eene ineensmelting waar van chromatine-korrels, die op de parallele linine-draden paarsgewijze tegenover elkander gerangschikt waren. De vraag doet zich nu voor: hoe komen die korrels juist tegenover elkander te staan, voordat de versmelting intreedt? In het vorige hoofdstuk heb ik de meening uiteengezet, dat de zoogenaamde chromomeren tengevolge van mechanische oorzaken ontstaan en bij vegetatieve deelingen, zoowel in moeder- als in dochter-chromosomen, alleen dan optreden, wanneer deze smal zijn en weinig chromatine bevatten. Treden nu bij Spinacia in het leptonema-stadium der reductie-deeling toch dergelijke chromomeren op? Maakt zich toch een streven kenbaar van de stoffelijke dragers der erfelijkheid, om zich tot hoogere eenheden te vereenigen in verband met de verdere deelingsverschijnselen? Dit komt mij niet waarschijnlijk voor. Ik herinner hier aan hetgeen GRÉGOIRE zegt, naar aanleiding van het feit, dat ook hij bij de door hem bestudeerde planten in het leptonema-stadium zoogenaamde chromomeren waarnam [1]). „Les chromomères situés le long des filaments ne sont pas des corpuscules autonomes, des unités morphologiques nettement définies, mais bien des tractus plus épais et plus chromatophiles situés sur le filament chromosomique. Ces renflements chromatiques doivent s'expliquer, au moins en partie, comme dûs à un

[1]) l. c., 1907, p. 408.

étirement subi par les filaments et leur correspondance d'un filament à l'autre trouve probablement son explication dans le fait que cet étirement n'est subi par les filaments que lorsqu' ils sont déjà intimement rapprochés: cette élongation est donc subie par eux d'une façon identique". Dit kan nu bezwaarlijk eene verklaring daarvoor geven, dat bij Spinacia in de vroegste prophase de chromatine-korrels gepaard optreden. Maar wij moeten bedenken, dat ook de oorzaken, waardoor in vegetatieve kernen de homologe chromosomen paren plegen te vormen, onbekend zijn, en verder, dat ook de prochromosomen dikwijls gepaard zijn. Hieruit blijkt dus, dat, wanneer van de twee chromosomen van een paar een deel is gealveoliseerd, het zichtbaar blijvende deel in vele gevallen eveneens homoloog is. Maar dan ligt het voor de hand om te vragen: waarom zouden dan in de prophase van de reductie-deeling ook niet „des tractus plus épais et plus chromatophiles" van beide chromosomen, dank zij hunne ons onbekende homologie, tegelijkertijd en gepaard zichtbaar worden? Deze beschouwing pleit m. i. tegen de opvatting van deze lichaampjes als chromomeren.

Ook bij de overlangsche splitsing der lissen na het pachynema-stadium heb ik bij Spinacia geen aanduiding van de aanwezigheid van chromomeren gezien. In verband met de mechanische verklaring van het ontstaan der chromomeren, die ik in het vorige hoofdstuk gaf, is eene mededeeling van LUNDEGÅRDH belangrijk. Waar hij over de splitsing der dubbele draden na de synapsis spreekt, zegt hij: [1]) „Wie bei Trollius konnte ich auch bei Matricaria die Anwesenheit eines in

---

[1]) l. c., p. 110.

Chromomeren zerteilten Spirems konstatieren. Dagegen habe ich immer einen glatten und anscheinend homogenen Kernfaden bei Achillea und Anthemis gefunden." „Das Spirem ist bei Matricaria sehr dünn und lang und durchsetzt den Kern in vielen Krümmungen und Schlingen." Ook hier treden dus slechts bij smalle chromosomen chromomeren op. Dit pleit voor de gegeven verklaring.

Enkele opmerkingen mogen hier in verband met mijne waarnemingen aan Spinacia nog plaats vinden.

In de eerste plaats is de diakinese hier merkwaardig, omdat de beide leden van de verschillende paren van chromosomen elkander in meerdere of mindere mate los kunnen laten. Er kunnen V-vormige en O-vormige paren ontstaan en de beide leden van een paar kunnen zelfs geheel van elkander scheiden (Fig. 14—18, Pl. II). Dit is een verschijnsel, waarop in den laatsten tijd in het bijzonder door STRASBURGER is gewezen en wel o. a. voor Thymelaeaceae [1]) en voor Urtica [2]). In extreme gevallen kunnen zelfs alle paren in hunne beide componenten uiteenvallen. Dit kan verklaren, dat GEERTS bij Oenothera Lamarckiana na de synapsis het vegetatieve aantal chromosomen weer zag optreden. [3])

In het bijzonder verdient ook de aandacht, dat de paren van chromosomen zeer dikwijls tot onmiddellijk voor de diakinese in stervorm blijven samenhangen.

---

[1]) E. STRASBURGER. *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.* Hist. Beitr., Heft VII, 1909, p. 73.

[2]) E. STRASBURGER. *Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, 1910, Heft 3, p. 246.

[3]) J. M. GEERTS. *Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana.* Rec. des Trav. Bot. Neerl., Vol. 5, 1909.

Ik meen, dat zich hierdoor het ontstaan van kettingen van achter elkander gerangschikte chromosomen, zooals die door MIYAKE voor Galtonia en Tradescantia zijn beschreven, op eenvoudige wijze laat verklaren. Stelt men zich nl. voor, dat in dit stervormige stadium eenige paren, in plaats van naar het periphere einde, naar het centrum toe hunne componenten laten uiteenwijken, en daarbij aan elkander verbonden blijven, dan kunnen daardoor reeksen van achter elkaar geplaatste chromosomen ontstaan. Naar mijne meening moet deze wijze van ontstaan ook voor de kettingen gelden, die door GATES bij Oenothera rubrinervis zijn waargenomen en die volgens hem het gevolg daarvan zijn, dat de chromosomen gedurende de synapsis achter elkaar gerangschikt waren, zoodat de paren, overeenkomstig de opvatting van FARMER en zijne school, door ombuiging zouden moeten ontstaan.

Ik ga nu over tot een tweede punt. Het komt mij nl. voor, dat de wijze, waarop de paring der elementen in de praesynaptische stadiën bij Spinacia plaats grijpt, in staat is eenig licht te werpen op de controverse, die nog omtrent de reductie-deeling heerscht.

Aan het einde van de eerste § van dit hoofdstuk heb ik er op gewezen, dat GATES zich voorstelt, dat er in het plantenrijk twee typen van reductie-deeling gevonden worden. Bij een deel der onderzochte planten zou zij volgens de reeds genoemde Junktionstheorie, bij een ander deel volgens de z. g. Faltungstheorie plaats hebben. Ik wees er reeds op, dat dit, met het oog op het groote gewicht van het verschijnsel, niet aannemelijk is. Hier mogen nog eenige verdere argumenten volgen.

In de eerste plaats hebben de aanhangers der beide

richtingen zeer dikwijls dezelfde planten onderzocht. Voor deze kan dus blijkbaar slechts één der opvattingen de juiste zijn. Dit wekt het vermoeden, dat zulks ook wel voor die soorten het geval zal zijn, die slechts door één der partijen werden bestudeerd. Verder schijnen mij de afbeeldingen, die door voorstanders van de Junktionstheorie gegeven worden, in den regel beter bewijzend voor hunne opvatting te zijn, dan die van de aanhangers der Faltungstheorie voor de hunne. Men vergelijke bijv. de figuren, die YAMANOUCHI voor Fucus tot laatstgenoemde theorie doen overhellen, terwijl hij voor Nephrodium eene paring vóór de synapsis heeft beschreven.

Wat mij nu een belangrijk resultaat van mijn onderzoek der reductie-deeling bij Spinacia schijnt te zijn, is, dat de elementen, die vóór de synapsis met elkander paren, zeer fijne draden zijn. Mogelijkerwijze is dit een punt, dat aan de aandacht der aanhangers van de Faltungstheorie is ontsnapt, ten minste in sommige gevallen. Ik denk hier in het bijzonder aan het feit, dat thans drie onderzoekers voor het geslacht Oenothera hebben gemeend, dat hier de reductie-deeling volgens het schema van FARMER verloopt. Toch is dit m. i. volstrekt niet bewezen. In de eerste plaats vermoed ik, dat hier in vroege praesynaptische stadiën draden copuleeren, die nog fijner zijn, dan die bij Spinacia. Dit besluit ik uit Fig. 3, Pl. VI, uit de figuren 8 en 9 op Pl. XII van GEERTS' onderzoek van de reductie-deeling bij Oenothera Lamarckiana, en verder uit Fig. 10, Pl. XLI van de verhandeling van DAVIS over O. grandiflora. De banden, die men in deze figuren ziet, zijn vergelijkbaar met die, welke ik voor Spinacia

heb afgebeeld. Slechts zijn zij minder duidelijk, hetgeen ik daaraan toeschrijf, dat het door deze onderzoekers verkozen chroom-osmium-azijnzuur misschien geen zoo geschikt fixatie-middel voor vroege praesynaptische structuren is, als de alcohol-ijsazijn, die ik bij Spinacia gebruikte. Ik houd het er dus voor, dat ook bij Oenothera eene paring van elementen in de prophase der reductie-deeling plaats heeft. Dat na de synapsis hier het vegetatieve aantal chromosomen optreedt en deze in reeksen achter elkander gerangschikt kunnen zijn, is geen bezwaar tegen deze opvatting, zooals ik boven reeds uiteengezet heb.

Overigens ben ik van oordeel, dat Oenothera geen onovertreffelijk materiaal voor het bestudeeren der reductie-deeling oplevert. Hiervan heb ik mij persoonlijk overtuigd.

Als laatste punt van bespreking wensch ik eene hypothese op te stellen omtrent den aard der trekdraden. Naar mijne meening zijn deze trekdraden continu en blijven zij in den rusttoestand der kernen bestaan, hoewel zij dan onzichtbaar zijn. Ik besluit dit uit de volgende reeds genoemde waarnemingen bij Spinacia. Ten eerste treden in de prophase van de reductie-deeling donkere korrels, die tegen den nucleolus liggen, op, waarheen telkens een paar parallel liggende linine-draden zich schijnt te begeven. Later ontstaat het synapsis-kluwen bijna steeds tusschen den nucleolus en den kernwand en dringt dus den nucleolus naar het binnenste gedeelte van de kern. Daarbij blijven kluwen en nucleolus opvallend met elkander verbonden. Ten tweede worden bij de homoiotype deeling de chromosomen steeds op dezelfde plaats door de trekdraden aangevat, als bij de heterotype deeling het geval was.

Wat het eerste argument betreft, moet ik nog vermelden, dat ik mij voorstel, dat de trekdraden bij het einde van de deeling, waardoor de kern van de moedercel ontstond, door den zich vormenden nucleolus werden omgeven. Evenals de chromosomen lagen zij daarbij in paren. Dientengevolge loopen zij ook later in de prophase der reductie-deeling in paren naar den nucleolus.

In de literatuur zijn verder verschillende argumenten te vinden, die m. i. voor eene continuiteit der trekdraden pleiten. In het bijzonder heb ik hier de mededeelingen over polariteit op het oog. Zoo zegt GRÉGOIRE, waar hij de prophase der reductie-deeling in de spore-moedercellen van Osmunda bespreekt: [1]) „On voit des filaments minces nettement orientés vers un pôle du noyau". „Ils sont groupés deux par deux et déjà quelques-uns sont associés intimement et entrelacés". En verder wijst hij er op, dat dit is: [2]) „le premier exemple, dans les plantes, de cette polarité si nette des filaments lepto-zygotènes". Dit verschijnsel laat zich uitstekend door eene continuiteit der trekdraden verklaren.

Eene dergelijke waarneming deed YAMANOUCHI bij Nephrodium [3]). Evenzoo toont eene afbeelding van de prophase der deeling van eene pollen-moedercel van Calendula officinalis (Fig. 40), die LUNDEGÅRDH geeft, paren van draden, die naar den rand van den nucleolus loopen, evenals ik dat bij Spinacia heb beschreven. Verder wijst HARPER [4]) op een ver-

[1]) l. c., 1907, p. 378.
[2]) l. c., 1907, p. 388.
[3]) l. c., p. 20.
[4]) R. A. HARPER. *Sexual reproduction and the organization of the nuclei in certain mildews.* Publ. Carnegie Institution, Washington N°. 37, 1905.

band tusschen de plaats, waar het synapsis-kluwen ontstaat, en het centrosoom bij F u n g i.

Ik meen dus te mogen besluiten, dat eene hypothese omtrent de continuiteit der trekdraden recht van bestaan heeft.

HOOFDSTUK VI.

DE ROL DER VACUOLEN BIJ DE KERNDEELINGEN.

§ 1. *Waarnemingen bij Spinacia oleracea.*

Bij het bestudeeren der deelings-verschijnselen in Spinacia heb ik in het bijzonder mijne aandacht aan den aard der kernmembraan en het gedrag der chromosomen bij het intreden en het verlaten van den rusttoestand geschonken. Het komt mij voor, dat vacuolen daarbij eene belangrijke rol spelen, en ik zal trachten dit in deze paragraaf nader uiteen te zetten. Vrij algemeen wordt aangenomen, dat de vacuolen van volwassen cellen ontstaan uit alveolen van het cytoplasma, dat in meristematische cellen de kern omgeeft. Zoo zegt KOERNICKE [1]: „gehen doch die Vacuolen aus Waben des Alveolarplasma hervor, welche sich vergrössern, abrunden und zur Bildung grösserer Safträume mit einander verschmelzen". WENT heeft echter ontdekt, dat in meristematische cellen juist zulke vacuolen voorkomen, als in volwassene, en dus zijn de zoogenaamde alveolen in werkelijkheid kleine vacuolen die ieder door een tonoplast omgeven zijn, evenals die der oudere cellen,

---

[1]) M. KOERNICKE. *Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung.* Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXI, 1903, p. (68).

en die dezelfde eigenschappen hebben als deze. Deze belangrijke ontdekking vormt het punt van uitgang voor de nu volgende beschouwingen over den bouw der kernen en chromosomen en, in verband daarmede, over hunne deelings-verschijnselen.

Beginnen wij onze bespreking met de vraag: Wat is de aard van de kernmembraan? Hoe wordt zij na eene deeling gevormd; hoe verdwijnt zij, wanneer eene kern zich begint te deelen?

Voor het bestudeeren van het ontstaan van den kernwand bij Spinacia zijn de vegetatieve deelingen niet zeer doelmatig, daar de chromosomen een zeer dicht kluwen vormen, wanneer zij bij de polen zijn aangekomen. Beter kan men zich daartoe wenden tot de eerste en tweede deelingen in de pollen-moedercellen. Deze bleken voor dit onderzoek bijzonder gunstig te zijn.

Wanneer bij de eerste deeling de volgens de lengte gesplitste chromosomen aan de polen der spoel zijn aangekomen, liggen zij eerst dicht tegen elkander (fig. 7, Pl. III.) Spoedig echter ontstaan tusschen hen alveolen, waardoor zij van elkander gedrongen worden (fig. 8, Pl. III.) Hoe kan dit verschijnsel verklaard worden? Aanvankelijk is de groep der chromosomen geheel door protoplasma omgeven, waarin talrijke grootere zoowel als kleinere vacuolen voorkomen, zoodat het de bekende schuimstructuur heeft. Daarna treden tusschen de chromosomen alveolen op, die zich in niets van de alveolen van het omgevende plasma onderscheiden. Hieruit mag men afleiden, dat in het plasma tusschen de bij de pool aangekomen chromosomen aanvankelijk een aantal zeer kleine vacuolen aanwezig waren, die nu beginnen op te zwellen en de chromosomen uiteen drukken. Deze laatsten behouden daarbij hunne gedaante en laten slechts

hunne beide overlangsche helften een weinig verder uiteenwijken. Tusschen hen zijn in fig. 8 een aantal fijne lijnen zichtbaar. Dit zijn de wanden der bedoelde vacuolen. Allengs worden deze nu grooter en ten slotte omgeven zij de chromosomen, die ook daarbij geen merkbare veranderingen ondergaan. Op deze wijze ontstaat de wand der dochterkernen. Dit nam ik in alle bestudeerde moedercellen waar. Nooit zag ik, dat poolstralingen op eenigerlei wijze medewerkten, om de kernmembraan te vormen, zooals men wel aanneemt. Daaruit besluit ik derhalve, dat de kernwand een tonoplast of vacuolewand is en dat het kernsap met het celvocht te vergelijken is.

Nu doet zich de vraag voor, of men zich moet voorstellen, dat de kernholte uit één enkele vacuole of uit meerdere aaneensluitende bestaat. Om een antwoord te vinden, beschouwen wij de lijnen, die in de aangehaalde Fig. 8 op Pl. III tusschen de chromosomen gezien worden. In de figuren 9 en 10, die de dochterkernen gedurende de interkinese voorstellen, zijn deze verdwenen. Twee verklaringen daarvan zijn mogelijk: òf de wanden der vacuolen zijn zoo dun geworden, dat men ze niet meer ziet; in dit geval zou er slechts schijnbaar één groote vacuole, nl. de kernholte zijn. Of de verschillende oorspronkelijk tusschen de chromosomen aanwezige vacuolen zijn werkelijk tot één groote ineengesmolten. Neemt men aan, dat de wanden zijn blijven bestaan, dan is het duidelijk, waarom de chromosomen aan eene bepaalde plaats in de kern gebonden zijn. Neemt men echter aan, dat zij verdwenen zijn, en dat dus de chromosomen vrij in de kernholte komen te liggen, dan zou men tot hypothesen over de geaardheid van het kernsap zijne toevlucht moeten nemen, om te verklaren, waarom de

chromosomen niet door de zwaartekracht gedwongen worden, zich in een bepaald deel van de kernholte te verzamelen. Ten slotte zou men ook kunnen overwegen, dat de wanden voor een gedeelte kunnen verdwijnen, terwijl er tusschen de vacuolen nog plasmadraden overblijven, die met de plasma-armpjes in volwassen cellen vergelijkbaar zijn.

Wanneer de dochterkernen der tweede deeling ontstaan, kan men dezelfde verschijnselen waarnemen. Weer worden de chromosomen, die aanvankelijk dicht tegen elkander bij de polen der spoel lagen (Fig. 19 op Pl. III), door in volumen toenemende vacuolen van elkander gedrongen (Fig. 20, Pl. III). Deze omgeven hen ten slotte en vormen zoo den kernwand, zonder dat de chromosomen daarbij eene merkbare verandering ondergaan (Fig. 21, Pl. III). Ook hier is het duidelijk, dat eene poolstraling bij het ontstaan der kernmembraan geen rol kan spelen. Later, in de dochterkernen, zijn er tusschen de chromosomen geen plasma-verbindingen meer te zien. Dit moet wederom òf daardoor verklaard worden, dat de wanden tusschen de verschillende vacuolen, die de kernholte deden ontstaan, te dun werden, om nog zichtbaar te zijn, òf daardoor, dat zij werkelijk verdwenen zijn, zoodat de vacuolen zich met elkander tot één groote vacuole, de kernholte, vereenigden.

Bij het begin eener kerndeeling speelt zich, zooals te verwachten is, het omgekeerde proces af. Het verdwijnen van de kernmembraan in de prophase eener deeling is niets anders, als het kleiner worden van de vacuolen, die de chromosomen omgeven, waardoor deze laatsten ten slotte vrij in het protoplasma komen te liggen.

In Fig. 1 op Pl. III is dit voor de kern van eene

pollen-moedercel van Spinacia, die juist het diakinese-stadium verlaten heeft, afgebeeld. Men ziet, dat de paren van chromosomen nog dezelfde gedaante hebben, als in de diakinese. Het protoplasma dringt tusschen hen in, terwijl alleen in het midden nog eenige open plekken overgebleven zijn. Dit zijn de kernvacuolen, die allengs kleiner worden. Ten slotte zijn hare afmetingen zoo gering, dat men zeggen kan dat de paren der chromosomen vrij in het protoplasma liggen. Tegelijk ontstaat de spoel, waarbij men slechts geringe aanduidingen van een multipolairen oorsprong waarneemt.

Hetzelfde verschijnsel herhaalt zich, wanneer de dochterkernen zich gaan deelen (Fig. 11 en Fig. 12 op Pl. III). Langzamerhand wordt de kernholte kleiner; er treden tusschen de chromosomen plasmaverbindingen op, die klaarblijkelijk wanden van kernvacuolen zijn, en het plasma dringt tusschen de chromosomen in. Ten slotte zijn de lichte plekken tusschen hen verdwenen. De kernvacuolen hebben hun volumen tot een minimum teruggebracht en de chromosomen liggen dus vrij in het protoplasma.

Wanneer de kernmembraan verdwijnt en de kernholte kleiner wordt, ziet men tusschen de chromosomen weer plasmaverbindingen verschijnen, die wanden van vacuolen zijn. Dat deze thans weer optreden, verhoogt de waarschijnlijkheid, dat de kernholte niet één enkele holte was, maar uit talrijke aaneensluitende vacuolen met onzichtbare dunne wanden bestond. Was de kernholte slechts één vacuole, dan zou men moeten aannemen, dat aan het kleiner worden der vacuolen deelingen voorafgingen. In het andere geval worden eenvoudig de onzichtbare, doch feitelijk aanwezige wanden weer duidelijk.

Verder pleit, naar ik meen, voor de opvatting van den kernwand als tonoplast en van de kernholte als een complex van vacuolen het volgende verschijnsel. Wanneer eene pollenmoedercel in het stadium der diakinese verkeert, ziet men in haar cytoplasma slechts zeer kleine vacuolen. Zoodra zij zich echter in een deelings-stadium bevindt en de chromosomen in de kernplaat liggen of op weg zijn naar of aangekomen zijn bij de polen der spoel, zijn in het protoplasma der cel de vacuolen groot geworden (Fig. 7, Pl. III). Dit nu is gemakkelijk te begrijpen, zoo men de kernmembraan als tonoplast en de kernholte als een samenstel van vacuolen opvat. Want het grooter worden van de vacuolen in het cytoplasma kan dan ten koste van de kernvacuolen geschied zijn. Zijn later de dochterkernen der eerste deeling ontstaan, dan neemt men in het cytoplasma wederom slechts kleine vacuolen waar. Gaan zij zich echter opnieuw deelen en is hun wand verdwenen, dan zijn de vochtholten van het plasma weer groot geworden. Dit ziet men bijv. in Fig. 13 op pl. III. Zijn eindelijk de dochterkernen dezer tweede deeling gereed, dan zijn de alveolen van het plasma weer klein geworden en in de jonge stuifmeelkorrels is dit laatste dan ook fijnmazig. Hieruit volgt derhalve, dat de kernholte in volumen kan toenemen ten koste van de vacuolen van het protoplasma en omgekeerd vochten aan de laatsten kan afstaan. Dit pleit voor de opvatting van haar wand als tonoplast.

Vatten wij thans in korte woorden het tot nu toe besprokene te zamen.

D e k e r n m e m b r a a n i s e e n t o n o p l a s t. Bij het einde eener deeling liggen de chromosomen aanvankelijk dicht bijeen en vrij in het protoplasma.

Dan zwellen kleine vacuolen, die in dat plasma tusschen de chromosomen aanwezig zijn, op, dringen daardoor de chromosomen uiteen en omgeven hen ten slotte. Op deze wijze wordt de kernwand gevormd. Waarschijnlijk vereenigen de verschillende vacuolen, die de kernholte doen ontstaan, zich niet tot één enkele, maar blijven hare wanden bestaan, hoewel zij te dun zijn, om waargenomen te kunnen worden. Het toenemen in volumen der kernvacuolen geschiedt ten koste van den inhoud van de vacuolen van het protoplasma. Wanneer eene kern zich gaat deelen en de kernmembraan verdwijnt, speelt zich het omgekeerde proces af. De kern-vacuolen worden dan langzamerhand kleiner, waarbij zij hun vocht aan de vacuolen van het protoplasma afstaan. Ten slotte zijn zij zoo klein, dat de chromosomen vrij in het protoplasma komen te liggen. Daar, zooals WENT gevonden heeft, in één enkele cel vacuolen met verschillende eigenschappen kunnen voorkomen, is het zeer wel mogelijk, dat de kern-vacuolen zich in verschillende opzichten van de andere vacuolen der cel onderscheiden. [1])

Thans ga ik tot de bespreking van een volgend punt over en zal trachten aan te toonen, d a t o o k i n d e c h r o m o s o m e n z e l v e n v a c u o l e n v o o r k o m e n, en dat deze de oorzaak zijn van de vormveranderingen, die de eersten bij het intreden en bij het verlaten van den rusttoestand ondergaan.

Voor het bestudeeren van de vormverwisselingen der chromosomen bij het einde der deelingen levert S p i n a c i a geen bijzonder bruikbaar materiaal. Tijdens de vegetatieve deelingen liggen deze lichamen in een te dicht kluwen en in de dochterkernen van de eerste

---

[1]) Zie de volgende §.

deeling der stuifmeel-moedercellen ondergaan zij geen belangrijke veranderingen. Slechts in de dochterkernen der tweede deeling kan men het zoogenaamde alveoliseeren waarnemen. Dit heb ik in Fig. 22 op Pl. III afgebeeld. Aanvankelijk zijn de chromosomen kort en dik. Dan treden er echter holten in op en tegelijkertijd worden zij langer. Het is duidelijk, dat deze holten zwellende vacuolen zijn. Zij nemen in grootte toe ten koste van de overige kern-vacuolen. Naar mijne meening berust nu het z. g. alveoliseeren van chromosomen na eene deeling algemeen op het grooter worden van talrijke vacuolen. Hierdoor wordt bewerkt, dat een chromosoom in een aantal vliesjes wordt verdeeld, die door wanden van vacuolen begrensd zijn, en die zoo dun kunnen worden, dat zij in den rusttoestand der kernen slechts als een zeer fijn netwerk zichtbaar zijn. Het voor het grooter worden benoodigde vocht ontleenen de chromosoom-vacuolen aan de kern-vacuolen. Door dit vacuoliseeren worden de chromosomen tot een netwerk uitgebreid en daar de randen hiervan aaneen kunnen sluiten, kan de geheele oppervlakte van eene kern één netwerk schijnen te zijn.

In de prophase eener deeling heeft nu het omgekeerde plaats. De chromosoom-vacuolen staan hun vocht af aan de kernholte en worden dus kleiner. Dientengevolge trekt het chromosoom, dat in den rusttoestand netvormig was, zich samen tot den meer compacten vorm, dien het gedurende de nu volgende deeling behoudt. Deze verschijnselen nam ik dikwijls waar. Niet alleen bij vegetatieve deelingen in meristemen van wortels en in het weefsel van jonge zaadknoppen en antheren van Spinacia, maar ook bij andere planten, o. a. in vegetatiepunten van wortels van Allium Cepa.

Overal bevestigde zich de overtuiging, dat in de chromosomen, evenals in het protoplasma, vacuolen aanwezig zijn en dat hare veranderingen in volumen de meer of minder gedrongen gedaante der chromosomen teweegbrengen.

Naar aanleiding van deze beschouwingen wensch ik nog op de beide volgende punten te wijzen.

In de eerste plaats herinner ik aan hetgeen ik in de laatste § van het vierde hoofdstuk over de overlangsche splitsing der chromosomen in de prophase van vegetatieve deelingen gezegd heb. Men ziet dan in de chromosomen eene reeks van openingen optreden, die klaarblijkelijk deze splitsing bewerken. Na hetgeen in deze paragraaf over het voorkomen van vacuolen in chromosomen gezegd is, zal het duidelijk zijn, dat ook deze openingen als vacuolen moeten worden opgevat. Door hare vergrooting ontstaan dan de beschreven alveolen, die de splitsing der chromosomen veroorzaken.

Ten tweede wil ik wijzen op het verband tusschen de hypothese van de continuiteit der trekdraden, die ik in de laatste § van het vorige hoofdstuk opstelde, en hetgeen in deze paragraaf besproken is. De chromosomen zijn bijzondere gedeelten van den protoplast, waarin alle erfelijke eigenschappen vertegenwoordigd zijn. Dit brengt echter volstrekt niet mede, dat, zooals men klaarblijkelijk meestal aanneemt, deze gedeelten geheel van het overige protoplasma zouden afgesnoerd zijn. Dit komt mij voor, eene willekeurige en overbodige aanname te zijn. Veeleer vormen de trekdraden de verbindingen van het meer gespecialiseerde gedeelte van den protoplast, in dit geval de chromosomen, met het overige protoplasma. Dit verband blijft steeds bestaan, ook in den rusttoestand der kernen, ofschoon men er

dan niets van kan ontdekken. Dit kan tevens als verklaring dienen van het feit, dat in de prophase eener deeling de beide helften van een chromosoom op dezelfde plaats door de spoeldraden worden aangegrepen. Tot nu toe neemt men aan, dat bij het verdwijnen van de kernmembraan de spoeldraden van weerskanten in de kernholte binnendringen en voor een gedeelte zich aan de chromosomen bevestigen. Hierdoor kan echter m. i. niet verklaard worden, waarom zij dit slechts op één enkele plaats doen en wel van weerszijden juist op de overeenkomstige plaats in de beide helften van één chromosoom.

T o t d u s v e r h e b b e n w ij g e z i e n, d a t d e k e r n m e m b r a a n e e n t o n o p l a s t m o e t z ij n, e n d a t i n d e c h r o m o s o m e n v a c u o l e n a a n w e z i g m o e t e n z ij n. T h a n s w e n s c h i k e r n o g o p t e w ij z e n, d a t o o k d e v e r s c h ij n s e l e n, d i e z i c h r o n d o m d e k e r n i n h e t p r o t o p l a s m a v o o r d o e n, w a n n e e r e e n e d e e l i n g z a l p l a a t s h e b b e n, e n d a a r m e d e d e s p o e l v o r m i n g, h e t s p e l v a n v a c u o l e n z ij n.

Wanneer eene kern zich in de prophase eener deeling bevindt, verandert de structuur van het omliggend protoplasma. Van schuimvormig wordt het draderig. Tevens verandert zijn vermogen, om zich met bepaalde kleurmiddelen te kleuren. Zoo wordt het met FLEMMING's driekleuren-methode thans violet in plaats van bruinachtig. STRASBURGER [1]) heeft er op gewezen, dat

[1]) E. STRASBURGER. *Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.* Hist. Beitr., Heft VI, Jena, G. FISCHER, 1900, p. 125.

Verder in E. STRASBURGER. *Chromosomenzahlen, Plasmastructuren, Vererbungsträger und Reduktionsteiling.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

deze verandering met het verdwijnen van den nucleolus samengaat. Hij onderscheidt het schuimvormige plasma als trophoplasma en het draderige als kinoplasma. Vooral op de plaatsen, waar later de polen der spoel optreden, hoopt zich dit laatste sterk op en bij het verdwijnen van de kernmembraan doet het de spoeldraden op de bekende wijze ontstaan, verschillend naarmate men deelingen van vegetatieve cellen of wel van stuifmeel- of embryozak-moedercellen bestudeert.

Deze omvorming van trophoplasma in kinoplasma berust nu in hoofdzaak op het kleiner worden van vacuolen. Wanneer men zich voorstelt, dat in reeksen van vacuolen de dwarswanden verdwijnen, moeten in de praeparaten draden van protoplasma zichtbaar worden. Dit heb ik kunnen waarnemen en wel in het bijzonder bij phragmoplasten, zooals die, welke in Fig. 13 op Pl. III is afgebeeld. Tusschen twee draden ziet men dikwijls een heldere strook, somwijlen echter eene reeks van kleine holten. Verdwijnen dan de dwarswandjes tusschen deze, dan kan op deze wijze het beeld van overlangsche draden ontstaan.

In het midden moet gelaten worden, of het verdwijnen van den nucleolus slechts toevallig tegelijkertijd met het optreden van kinoplasma buiten de kern plaats grijpt of wel daarmede in causaal verband staat. In het laatste geval zou men zich kunnen voorstellen, dat osmotisch werkzame stoffen, die in den nucleolus gelocaliseerd waren, nu in het plasma worden verdeeld, waar zij dan eene verkleining der onmiddellijk om de kern gelegen vacuolen zouden kunnen bevorderen.

Volgens de bovenstaande beschouwingen berust het mechanisme van het kerndeelingsproces in hoofdzaak op de werking van vacuolen. In de prophase eener

deeling worden de chromosoom-vacuolen kleiner en staan zij haar vocht aan de kernvacuolen af. Tevens differentieert zich rondom de kern, door het kleiner worden der vacuolen, het schuimvormig trophoplasma tot draderig kinoplasma. Dan verminderen ook de kernvacuolen haar volumen, en ontstaat de spoel uit het kinoplasma, dat voornamelijk aan de polen der kern gelegen is. Hierbij kunnen de plasmadraden, die nu van beide kanten tot elkander naderen, tot doorloopende spoeldraden of steundraden worden, door zich met elkander te vereenigen. Dit behoeft echter niet te geschieden. Voor de trekdraden neem ik, zooals reeds gezegd is, continuiteit aan, d. w. z., dat zij steeds aanwezig zijn.

Ten slotte moge naar aanleiding van het tot dusver besprokene nog eene opmerking volgen over de beweging van de dochterchromosomen eener deeling naar de polen der spoel.

Alfred Fischer[1]) schrijft deze beweging aan groei- en bewegingsverschijnselen van het protoplasma toe. Daartegenover nemen de meeste botanische cytologen aan, dat de trekdraden het vermogen hebben, om de chromosomen naar de polen der spoel te trekken. Daartoe zouden de polen veelal rechtstreeks met den ectoplast verbonden of anders daaraan door poolstralingen als het ware opgehangen zijn. Wanneer de trekdraden korter worden, nemen zij echter niet in dikte toe. Daarom neemt Strasburger aan, dat hunne verkorting op een verlies van substantie berust.[2]) „So wie diese

---

[1]) Alfred Fischer. *Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma.* p. 252.

[2]) l. c., 1900, p. 142.

Fasern bei ihrer Anlage Nukleolarsubstanz für ihr Wachstum verwenden, so geben sie jetzt diese Substanz wieder ab und verkürzen sich damit gleichzeitig".

Bij het bestudeeren van pollen-moedercellen van Spinacia heb ik nu nooit waargenomen, dat de polen der spoelen aan den ectoplast vastgehecht waren. Evenmin zag ik ze er door poolstralingen zóó mede verbonden, dat de pool als een vast punt in de cel en dus als steunpunt voor trekkende krachten kon beschouwd worden. Daarom kan ik van de algemeen gehuldigde opvatting slechts overnemen, dat de verkorting der trekdraden op verlies van substantie berust, en meen ik, dat deze stof aan het overige protoplasma van de cel wordt afgegeven. Volgens de in deze paragraaf gegeven uiteenzetting staan toch protoplasma, trekdraden en chromosomen in voortdurende wisselwerking. De beweging der laatsten naar de polen moet dus wel overeenkomstig FISCHER's opvatting uit bewegings- en groeiverschijnselen van het protoplasma verklaard worden. Twee mogelijkheden komen hierbij in aanmerking.

Eenerzijds zou men kunnen aannemen, dat protoplasma-stroomingen, die voorbij de polen der spoel gaan, het verlies van substantie in de trekdraden teweeg brengen. Dit zou kunnen verklaren, waarom in den regel de helften van een chromosoom daar beginnen uiteen te wijken, waar de trekdraden zijn aangebracht.

Eene tweede mogelijkheid is, dat vacuolen door haar spanningen medewerken om de chromosomen naar de polen te dringen. Dit zou men bijv. kunnen afleiden uit de onderste spoel, die in Fig. 13 op Pl. III is afgebeeld. Hier toch ziet men, dat de paren het eerst aan hunne vrije uiteinden uiteen gaan wijken, hetgeen

niet door eene contractie der trekdraden en dus slechts door eene werking van vacuolen verklaard kan worden. Verder is de in Fig. 18 op Pl. III afgebeelde spoel der tweede deeling, waarin de chromosomen op weg naar de polen zijn, van pool tot pool gerekend, langer dan de spoelen, die in de figuren 15 en 16 zijn weergegeven en waarin de chromosomen nog in de kernplaat liggen. Dit schijnt mij, op grond van een aantal metingen, die ik verricht heb, regel te zijn. Ook dit kan niet door eene contractie der trekdraden verklaard worden, doch wel door een toenemen in volumen van tusschen de beide uiteengaande complexen van chromosomen gelegen vacuolen.

---

§ 2. *Vacuolen in meristematische cellen.*

Het komt mij voor, dat de opvatting, dat de verschijnselen der kerndeeling in hoofdzaak op de werking van vacuolen berusten, eene groote vereenvoudiging beteekent. Daarom zal ik nu uit de literatuur een aantal argumenten aanhalen, die mij toeschijnen voor deze opvatting te pleiten. Daarbij zal ik eerst het voorkomen en de beteekenis van vacuolen bespreken, en het mededeelen van cytologische argumenten tot eene volgende § uitstellen.

De in de vorige paragraaf ontworpen toepassing van de leer der vacuolen op de kerndeelingen gaat uit van de ervaring, dat in meristematische cellen vacuolen worden aangetroffen, die van een eigen wand zijn voorzien, en dezelfde eigenschappen hebben, als die der volwassen cellen. Zij berust verder op het feit, dat in

eenzelfde cel vacuolen van verschillenden aard kunnen voorkomen.

Onze kennis van de vacuolen in meristematische cellen steunt op de onderzoekingen van WENT [1]). Zij doen zich daar even zoo voor als in volwassen cellen, doch zijn in den regel zeer klein en in grooten getale aanwezig. WENT onderzocht de initiaal-cellen van stengels en wortels van Phanerogamen, de topcellen van Kryptogamen, zeer jeugdige cellen van wieren en fungi, embryozakken, eicellen, pollenkorrels en cambiumcellen. Overal trof hij vacuolen aan en wel meestal meerdere in één enkele cel. Slechts in de topcel van vele Kryptogamen en in de eicel der Phanerogamen zag hij dikwijls slechts één groote vacuole. Om deze vochtblazen waar te nemen, is het meestal voldoende de praeparaten in eene 5 % suikeroplossing te brengen. Dat zij ook in deze cellen in het bezit zijn van een eigen wand, toonde WENT aan, door van het volgende verschijnsel gebruik te maken.

Wanneer men eene volwassen cel met eene 10 % oplossing van kaliumnitraat plasmolyseert, kan het gebeuren, dat de beide buitenste lagen van den protoplast afsterven, terwijl alleen de tonoplast zich contraheert. Is de cel ongekleurd en had men bij de salpeteroplossing een weinig eosine gevoegd, dan kan men in dit geval de vacuole als eene kleurlooze blaas in de roode vloeistof zien liggen, terwijl de beide buitenste lagen van het protoplasma zich intensief kleuren. Dit

---

1) F. A. F. C. WENT. *De jongste toestanden der vacuolen.* Dissertatie, Amsterdam, 1886.

Les premiers états des vacuoles. Arch. Néerl. des Sc. ex. et nat., 1887.

Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, 1888.

verschijnsel berust daarop, dat de tonoplast aan den doodelijken invloed van verschillende reagentia grooteren weerstand biedt, dan de buitenlaag en het korrelige protoplasma.

Over den aard van dezen weerstand heeft VERSCHAFFELT [1]) onderzoekingen gedaan. Is de buitenste laag van den protoplast tegen de inwerking van eene 10 % oplossing van salpeter bestand, zoodat de cel normaal geplasmolyseerd wordt, dan kan men de isoleering der vacuolen bewerken, door den geheelen protoplast eerst te verzwakken. Dit kan bijv. door het aanwenden eener hoogere temperatuur geschieden. Hoe hooger deze is, des te korter behoeft zij te werken, om ten gevolge te hebben, dat bij plasmolyse slechts de tonoplast zich contraheert. Hieruit blijkt, dat de tonoplast na de verwarming de werking van de plasmolyseerende vloeistoffen verdraagt, ofschoon de buitenste laag van het protoplasma dit dan niet meer kan. Minder schadelijke oplossingen, zooals die van glycerine, beschadigen in gewone omstandigheden de buitenste lagen niet en deze contraheeren zich dus mede. Door eene voorafgaande inwerking van hooger temperatuur kan men die lagen echter zoo verzwakken, dat ook in die oplossingen alleen de tonoplast zich samentrekt. Dezelfde resultaten, als met hoogere temperatuur, kan men bereiken door het onthouden van zuurstof of van voedsel en door verschillende andere schadelijke invloeden.

WENT liet eene met eosine gekleurde 10 % salpeteroplossing op meristematische cellen inwerken. De beide buitenste lagen van het protoplasma stierven daarbij

---

[1]) E. VERSCHAFFELT. *Over weerstandsvermogen van het protoplasma tegenover plasmolyseerende stoffen.* Botan. jaarb. uitgeg. door het kruidk. Gen. Dodonaea te Gent, III, 1891.

af en kleurden zich rood, terwijl de vacuolen in leven bleven en als kleurlooze blaasjes in de roode massa lagen. Door eene zachte drukking kon hij ze uit het gekleurde plasma te voorschijn laten treden. Verwarmde hij daarna het praeparaat onder het microscoop, dan zag hij de blaasjes plotseling barsten, zoodra de temperatuurgrens van het leven bereikt werd.

Uit het aangehaalde blijkt, dat reeds in de jongste cellen vele kleine vacuolen met een eigen wand of tonoplast aanwezig zijn. Past men dit op jonge kernen toe, dan moet men het zeer wel mogelijk achten, dat na eene kerndeeling, als de chromosomen bij de polen der spoel gelegen zijn, kleine vacuolen tusschen hen voorhanden zijn en door hun opzwellen de kernmembraan vormen. Evenzoo valt de mogelijkheid niet te ontkennen, dat in de chromosomen zelven eveneens vacuolen aanwezig zijn en dat deze het z.g. alveoliseeren veroorzaken.

In het bijzonder wil ik er op wijzen, dat van deze vacuolen de wand als het primaire en de inhoud als het secundaire beschouwd moet worden, niettegenstaande dit in tegenstelling is met de opvatting van PFEFFER[1]). Deze toch meent, dat overvloedig opgenomen imbibitiewater zich in druppelvorm te midden van het protoplasma zou verzamelen en dat dit er dan een wand om zou afzetten. Om deze meening te staven, geeft hij eene afbeelding van een wortelhaar van Hydrocharis morsus ranae, dat in water opengedrukt is. In het uitgevloeide protoplasma treden nu groote vacuolen op, en wel volgens PFEFFER tengevolge van de uitscheiding van overvloedig opgenomen imbibitiewater. Met min-

---

[1]) PFEFFER. *Pflanzenphysiologie*, p. 92, fig. 6.

stens evenveel recht kan dit verschijnsel echter aan een opzwellen van reeds voorhanden vacuolen toegeschreven worden en hiermede is de mededeeling van PFEFFER in overeenstemming, dat de genoemde blazen in plasmolyseerende vloeistoffen niet ontstaan. Deze toch zouden, ingeval men met een imbibitie-verschijnsel te doen had, eveneens vacuolen te voorschijn roepen.

In volwassen cellen hebben de vacuolen het vermogen om zich in kleinere te deelen en om met elkander ineen te smelten. Een fraai voorbeeld hiervan leveren de z. g. aggregatie-verschijnselen in de tentakels van Drosera, die door DARWIN zijn ontdekt. Wanneer tengevolge van den een of anderen prikkel de klieren tot sterkere afscheiding overgaan, kan men in de cellen van klier en steel voornamelijk drie veranderingen waarnemen [1]); 1e eene versnelde circulatie van het wandstandig protoplasma; 2e eene deeling van de vacuole in kleinere en 3e eene belangrijke vermindering van het volumen dezer vacuolen. Hierbij laten deze een deel van haren inhoud in het protoplasma treden, maar de roode kleurstof en bepaalde opgeloste eiwitten blijven in de vacuolen. Als de prikkelwerking heeft opgehouden, vergrooten deze zich weer, smelten ineen en de cel keert tot den oorspronkelijken toestand terug.

Een ander goed voorbeeld levert het ontstaan der aleuronkorrels. WAKKER [2]) vond bij planten, die in het bezit van zulke korrels zijn, dat in de cellen

---

[1]) DE VRIES. *Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia* Bot. Ztg., 1886 p. 1.

[2]) J. H. WAKKER. *Aleuzonkorrels zijn vacuolen.* Maandblad voor nat. wet., 1886, No. 7 en 1887, No. 5 en 6; Bot. Centr. bl., Bd. XXXIII, No. 12; *Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, 1888, p. 423.

van het rijpende endosperen de groote vacuole zich in talrijke kleinere deelt en dat deze eiwit in zich ophoopen. Op deze wijze ontstaan de aleuronkorrels. Bij het ontkiemen wordt het eiwit opgelost en smelten de kleine vacuolen weer tot grootere ineen.

Volgens WENT hebben ook in meristematische cellen deelingen en versmeltingen van vacuolen plaats. Om dit te zien behoeft men jonge cellen slechts in suikeroplossingen van 3—5 % te onderzoeken. Bijzonder gunstig hiervoor vond hij de hyphen van fungi. Dezelfde waarneming deed hij echter bij jonge stuifmeelkorrels, bij haren, initiaalcellen van stengels en wortels, enz. Fraaie voorbeelden van deelingen van vacuolen vindt men verder in de onderzoekingen van denzelfden schrijver over het ontstaan van deze organen in de voortplantingscellen der wieren. [1]) Wanneer uit eene moedercel talrijke zwermsporen gevormd worden, terwijl er aanvankelijk slechts ééne vacuole aanwezig was, ziet men deze zich zoo door deeling vermenigvuldigen, dat elke zoospore er ééne kan krijgen.

Het feit, dat reeds in jeugdige cellen de vacuolen met elkander kunnen versmelten, geeft aan de verklaring van het ontstaan van kinoplasma als gevolg van het ineensmelten van reeksen van kleine vacuolen voldoenden steun.

Een ander belangrijk punt, dat hier besproken moet worden, is, dat in eenzelfde cel vacuolen van verschillenden aard kunnen voorkomen. Duidelijk is dit vooral, wanneer een der vacuolen een gekleurd celvocht bevat,

---

[1]) F. A. F. C. WENT. *Die Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen.* Bot. Ztg., 1889 en *Die Entstehung der Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXI, 1890.

doch de overige niet, zooals dit bij vele bloembladeren het geval is. Een voorbeeld hiervan leveren de bloemen van Camellia, die mede door WENT werden bestudeerd. Hier ligt in het midden van elke cel een rood celvocht en daaromheen meerdere kleine kleurlooze z.g. adventieve vacuolen. Het gekleurde celvocht vertoont bovendien eene reactie op looistof. Onderzoekt men nu jonge nog kleurlooze bloembladeren, dan blijkt, dat de looistof reeds dan in de middelste vacuole aanwezig is. Op nog jongere stadiën zijn de verschillende vacuolen ook in dit opzicht niet van elkander te onderscheiden. Dit nu is voor ons doel zeer belangrijk. Vacuolen, die op een jeugdig stadium in niets van elkander schijnen af te wijken, kunnen later toch verschillende eigenschappen hebben. Evengoed is het dus mogelijk, dat kleine vacuolen, die tusschen en om de chromosomen liggen, wanneer deze na eene deeling bij de polen der spoel zijn aangekomen, zich tot kern-vacuolen differentieeren en zich daarbij in verschillende opzichten van de overige vacuolen der cel onderscheiden.

Naar aanleiding hiervan kan de vraag opgeworpen worden, of men moet aannemen, dat deze kern-vacuolen afzonderlijke vacuolen met bijzondere eigenschappen zijn, dan wel of de gewone vacuolen der cel onder bepaalde invloeden die eigenschappen kunnen aannemen. In het eerste geval zou men zich moeten voorstellen, dat bij eene kerndeeling de klein geworden kern-vacuolen zich met de chromosomen naar de polen begeven en daar opnieuw opzwellen. In het tweede geval zouden telkens willekeurige vacuolen van het protoplasma onder den invloed der chromosomen kunnen komen en daarbij tot kernvacuolen worden.

Het laatste komt mij het meest waarschijnlijk voor,

daar voor deze opvatting gewichtige argumenten pleiten. Zoo komen volgens WENT in de bloembladeren van Glycine sinensis witte en blauwe vacuolen voor, die door alle overgangen met elkander zijn verbonden. Dit maakt het onwaarschijnlijk, dat voor elke kleurschakeering een bijzondere tonoplast aanwezig zou zijn. Een krachtig argument levert ook het volgende. Wanneer men eene witbloeiende variëteit van eene roode soort met het stuifmeel der laatstgenoemde bevrucht, pleegt in den bastaard de roode kleur te domineeren. De vacuolen van den bastaard ontstaan echter uit die van de eicel der moederplant en deze zouden bij zelfbestuiving slechts ongekleurde nakomelingen geven. Blijkbaar brengt dus de mannelijke geslachtskern de eigenschap voor de kleur mede en worden de vacuolen van den bastaard door deze beïnvloed. Hiermede vergelijkbaar is het volgende voorbeeld, dat door DE VRIES [1]) genoemd wordt. Wordt eene plant, die niet het vermogen heeft, om in haar vacuolen appelzuur te vormen, bestoven door eene andere, die dat vermogen wel heeft, zoo komt dit zuur toch in de vacuolen van den bastaard voor. Dit is dan klaarblijkelijk door de aanwezigheid van de mannelijke kern veroorzaakt.

In de opgenoemde voorbeelden veranderen vacuolen hare eigenschappen onder den invloed der celkernen. Wij mogen dit dus ook voor de vacuolen der celkernen zelven aannemen.

---

[1]) DE VRIES. *Intracellulare Pangenesis.* 1889, p. 198.

§ 3. *Cytologische argumenten.*

Wanneer men de nieuwere cytologische literatuur met het oog op eene mogelijke rol van vacuolen in de kernen bestudeert, ontmoet men tal van figuren en waarnemingen, die voor deze voorstelling pleiten. Het is onmogelijk, om alle argumenten hier bijeen te brengen, doch ik acht het van belang ten minste enkele daarvan aan te voeren.

In de eerste plaats wijs ik er op, dat reeds te voren een onderzoeker heeft medegedeeld, dat in sommige stadiën der kerndeeling binnen de deelingsfiguur vacuolen zijn waar te nemen. SYPKENS [1]) zegt voor de deeling van de vrije kernen in het protoplasmatische wandbelegsel van den embryozak van Fritillaria imperialis: „Wenn die Kernmembran ganz oder teilweise verschwunden ist, sehen wir den Kernraum mit einer körnigen Masse gefüllt, die der umgebenden dichtkörnigen Protoplasmazone gleich ist." „Oft befinden sich in der körnigen Masse innerhalb des Kernraumes auch kleine, aber deutliche und scharf begrenzte Vakuolen." Deze vacuolen komen m. i. overeen met de klein geworden kernvacuolen, die ik bij Spinacia waarnam.

In de tweede plaats spreekt SYPKENS over het binnendringen van vacuolen in de spoel na afloop der deeling. In het protoplasma, dat de spoel omgeeft, zijn talrijke vacuolen voorhanden. Nadat de dochterkernen eener deeling gevormd zijn, wordt het verband tusschen deze en het complex der verbindingsdraden verbroken. Daar ter plaatse verschijnt nu protoplasma met vacuolen

---

[1]) B. SYPKENS. *Die Kernteilung bei Fritillaria imperialis.* Rec. des trav. bot. Néerl., 1904, p. 33.

in steeds toenemende hoeveelheid. Van de plaats, waar het het eerst optrad, dus van de dochterkernen uit, dringt dit plasma nu naar het aequatorvlak door. „Ohne Zweifel", zegt SYPKENS [1]), „stammt dieses Protoplasma mit seinen Vakuolen, das in der Teilungsfigur sichtbar wird, aus dem umliegenden Protoplasma". Daar derhalve „die Vakuolen, die sich in bestimmten Stadiën innerhalb der Teilungsfigur befinden, dort nicht entstehen, sondern anderwärts schon vorhanden waren", is dit in overeenstemming met de opvattingen van DE VRIES en WENT. Hieraan sluit zich het boven beschreven optreden van vacuolen tusschen de chromosomen, nadat deze bij de polen der spoel zijn aangekomen, op eenvoudige wijze aan.

Verder ontstaat volgens verschillende schrijvers de kernmembraan zonder de medewerking van poolstralingen. Dit is geheel in overeenstemming met mijne waarnemingen bij Spinacia. Zoo beschrijft LAWSON [2]), dat in de telophase van de heterotype deeling van pollen-moedercellen van Passiflora en in die van de deelingen der spore-moedercellen van Equisetum limosum tusschen de chromosomen vochtholten optreden, die grooter worden en daarbij de chromosomen uiteendringen. Wanneer het kernvocht ten slotte met het cytoplasma in aanraking zou komen, zou dit laatste tot de vorming eener membraan overgaan, die dus van cytoplasmatischen oorsprong zou zijn. Hieruit volgt, dat de vermelde holten vacuolen moeten geweest zijn. Deze moeten echter reeds van den beginne af een eigen wand bezeten hebben, want juist de wand stelt eene vacuole in staat, om zich te vergrooten. De onder-

---

[1]) B. SYPKENS. l. c., p. 53.

[2]) ANSTRUTHER A. LAWSON. *On the relationship of the nuclear membrane to the protoplast.* Bot. Gaz., Bd. XXXV, 1903.

stelling, dat het protoplasma der cel zich door eene membraan tegen de vochtholte zou begrenzen, wordt daardoor geheel overbodig.

Op dezelfde wijze ontstaat volgens GRÉGOIRE en WIJGAERTS [1]) de kernmembraan bij Trillium. Bij het einde eener deeling vormen de chromosomen een „tassement polaire", waarbij zij elkander zijdelings aanraken [2]) „C'est en ce moment que l'on voit apparaître, entourant et baignant l'ensemble chromosomique, le liquide qui constituera l'enchylème du futur noyau. Il augmente rapidement, déterminant (comme nous le verrons) la formation de la vacuole nucléaire et de sa membrane".

Dit heeft tengevolge, dat de chromosomen zich van elkander verwijderen, en daarbij nemen de genoemde auteurs anastomosen tusschen hen waar. Deze beschouwen zij als draden, welker ontstaan een gevolg zou zijn van de voorafgegane aanraking in verband met eene visqueuse natuur der chromosomen. De mogelijkheid, dat op deze wijze bij het uiteengaan der chromosomen draden gevormd worden, is natuurlijk niet te ontkennen. Waarschijnlijker is het echter, dat de bedoelde anastomosen niet anders zijn, dan de wanden van de vacuolen, die de kernholte zullen doen ontstaan. GRÉGOIRE en WYGAERTS vergelijken zelven echter deze vochtholten niet met echte vacuolen en meenen, even als LAWSON, dat de kernmembraan eerst later ontstaat door „une condensation périphérique du cytoplasme autour de l'enchylème nucléaire" [3]).

---

[1]) VICTOR GRÉGOIRE et A. WIJGAERTS. *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes.* La Cellule, T. XXI, Fasc. I, 1903.

[2]) l. c., p. 16 en 17.

[3]) l. c., p. 27.

Bij Allium ontstaat volgens GRÉGOIRE [1]) de kernmembraan op dezelfde wijze. Evenzoo beschrijft MARTINS MANO [2]) het optreden van vochtholten tusschen de chromosomen bij het einde eener deeling. Zoo zegt ook BERGHS [3]) voor Paris quadrifolia: „Le liquide nucléaire se dépose entre les chromosomes et les sépare. Il se forme ainsi la vacuole nucléaire, se distendant dans le protoplasme qui l'entoure de toutes parts". ESCOYEZ [4]) beschrijft hetzelfde voor de kerndeeling van Zygnema.

Ten slotte wil ik er nog op wijzen, dat ook volgens GATES [5]) bij het ontstaan van de dochterkernen der heterotype deeling bij Oenothera tusschen de chromosomen vochtholten optreden. „The nuclear membrane appears where the karyolymph comes in contact with the cytoplasm. The nucleus so formed is at first very small, but grows rapidly to its full size by the increase in nuclear sap." Van de vloeistof zelve zegt hij, dat „it must remain uncertain whether the karyolymph is secreted by the chromosomes or merely attracted and accumulated about them from the cytoplasm." Volgens de in dit hoofdstuk ontwikkelde opvatting moet natuurlijk het laatste het geval zijn.

---

[1]) VICTOR GRÉGOIRE. *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales* (*Racines d'Allium*). La Cellule T. XXIII, Tasc. 2, 1906.

[2]) THOMAZ MARTINS MANO. *Nucléole et Chromosomes dans le meristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris.* La Cellule, T. XXII, Fasc. 2, 1905.

[3]) J. BERGHS. *Le fuseau hétérotypique de Paris quadrifolia.* La Cellule, T. XXII, Fasc. 1, 1905, p. 209.

[4]) EUD. ESCOYEZ. *Le noyau et la caryocinèse chez le Zygnema.* La Cellule, T. XXIV, Fasc. 2, 1907.

[5]) R. R. GATES. *The behavior of the chromosomes in Oenothera lata × O. gigas.* Bot. Gaz., Bd. XLVIII, No. 3, Sept. 1909.

Zoo zouden meerdere voorbeelden zijn aan te voeren, waarin het optreden van vochtholten tusschen de chromosomen bij het einde eener deeling is waargenomen, evenals ik dit voor Spinacia beschreven heb. In verband met de opvatting van DE VRIES, WENT en vele andere onderzoekers omtrent den bouw der plantencellen, moet dit overal een opzwellen van reeds voorhanden vacuolen beteekenen. De tonoplast moet er zijn, om het grooter worden der vochtholte te kunnen bewerken. In verband hiermede moet de kernmembraan als tonoplast beschouwd worden. De opvatting, dat zij als product van het protoplasma optreedt, waar dit met het kernsap in aanraking komt, zooals dit in de bovengenoemde onderzoekingen algemeen wordt aangenomen, moet derhalve vervallen.

De stelling, dat ook in de chromosomen zelven vacuolen voorkomen, is in overeenstemming met de ervaringen omtrent den bouw der kernen van VAN WISSELINGH [1]), GRÉGOIRE, WYGAERTS en anderen. In het bijzonder hebben GRÉGOIRE en WYGAERTS het zoogenaamde alveoliseeren der chromosomen bij het overgaan in den netvormigen toestand na eene deeling bestudeerd. Hunne figuren voor Trillium en Allium pleiten op overtuigende wijze voor mijne meening, dat het alveoliseeren aan het grooter worden van vacuolen moet toegeschreven worden. Hier moge er nog slechts op gewezen worden, dat de chromosomen in den rusttoestand niet uitsluitend een alveolairen bouw vertoonen.

---

[1]) C. VAN WISSELINGH. *Ueber den Nukleolus von Spirogyra.* Bot. Ztg., 1898; *Ueber das Kerngerüst.* Bot. Ztg., 1899; *Ueber Kernteilung bei Spirogyra.* Flora, 1900; *Untersuchungen über Spirogyra.* Bot. Ztg., 1902; *Ueber abnormale Kernteilung.* Bot. Ztg. 1903; *Ueber die Karyokinese bei Oedogonium.* Beih. z. Botan. Centr. bl., 1907.

„D'autre part," zeggen GRÉGOIRE en WYGAERTS [1]) „à côté de ces plages alvéolaires ou spongieuses il existe aussi, dans le même noyau, de vrais filaments, qui disparaissent rapidement à la vue, lorsqu'on tourne la vis micrométrique. La structure du noyau est donc à la fois alvéolaire et réticulée, bien que, nous devons l'ajouter, le noyau présente plutôt dans son ensemble un aspect alvéolaire." De verklaring hiervoor geven zij zelven reeds. [2]) „Mais de plus, à l'intérieur même des bâtonnets, l'alvéolisation en progressant peut amener la rupture de certaines membranules et leur transformation en parties plus ou moins filamenteuses ou lamellaires." Dit verschijnsel laat zich in verband met mijne opvatting der alveolen als vacuolen zeer goed verklaren. Deze toch kunnen zich zoo met elkander vereenigen, dat gedeelten van den vroegeren scheidingswand als draden behouden blijven. Zoo moet men zich toch ook de protoplasma-armpjes ontstaan denken, die somwijlen in volwassen cellen waargenomen worden en die nog voor korten tijd uitvoerig door LIDFORSS onderzocht werden.

Uit deze en vele andere onderzoekingen, die ik nog zou kunnen aanhalen, wordt het derhalve zeer waarschijnlijk, dat in de chromosomen algemeen vacuolen voorkomen, en dat deze de oorzaak zijn van de vormveranderingen, die de eersten bij het intreden en bij het verlaten van den rusttoestand ondergaan.

Ook voor de opvatting, dat het optreden van kinoplasma in de prophase eener deeling en de vorming der spoel veroorzaakt worden door een kleiner worden van

---

[2]) l. c., p. 12.
[1]) l. c., p. 31.

vacuolen, gepaard met ineensmeltingen van deze laatsten, kunnen talrijke argumenten uit de literatuur aangevoerd worden.

Zoo ontstaat bij Pellia volgens GRÉGOIRE en BERGHS [1]) in de prophase eene draderige structuur door het zich afplatten der mazen van het protoplasma in de richting der polen. Na eene deeling wordt de spoel aan den aequator breeder, de draden verwijderen zich van elkander en gaan, nadat de celplaat en de nieuwe wand ontstaan zijn, weer in het mazige protoplasma over. Deze verandering van het netwerk in draden geschiedt allengs. Wanneer men aanneemt, dat de mazen van het cytoplasma ook hier vacuolen met een eigen wand zijn, moet dit dus eene verkleining van het volumen dezer vacuolen tot oorzaak hebben. In deze verhandeling bestrijden GRÉGOIRE en BERGHS ook de hypothese van de contractie der trekdraden op grond daarvan, dat deze zich niet verdikken en dat de chromosomen zich tot aan de polen bewegen. Eene zoo sterke contractie van trekdraden is, volgens hen, ondenkbaar.

Voor Paris komt BERGHS [2]) tot hetzelfde resultaat. In het ruststadium toont het cytoplasma een geheel gelijkvormig netwerk. „Ce réseau donne le fuseau en perdant sa structure réticulée et en s'orientant spécialement sous l'influence des phénomènes dont le noyau et la cellule sont le siège. Il ne sert pas entièrement à former le fuseau: la zone périphérique n'est jamais atteinte par les modifications fusoriales; la structure réticulée y est con-

---

[1]) VICTOR GRÉGOIRE et J. BERGHS. *La figure achromatique dans Pellia epiphylla.* La Cellule, T. XXI, Fasc. 1, 1904.

[2]) J. BERGHS. l. c. 1905.

servée; mais elle reste toujours en relation directe avec celle du fuseau et passe graduellement en elle. De plus, à la fin de la division, le fuseau redevient le réseau cytoplasmique, en perdant son orientation," „Le fuseau de Paris n'est ainsi que le cytoplasme spécialement ordonné en vue de la division de la cellule." Daarbij beschrijft hij eene afplatting der mazen in de richting der polen. Ook hier berust dus klaarblijkelijk het ontstaan der spoel op de werking van vacuolen.

Bijzonder belangwekkend is eene verhandeling van DENSMORE [1]) over de spoelvorming bij Smilacina amplexicaulis. Hij beschrijft, dat in de wortelcellen dezer plant de mazen van het protoplasma bij de polen van de kern kleiner zijn dan elders in de cel. Aan deze polen ontstaan nu in de prophase donkere kappen, die uit zeer vele kleine mazen bestaan, welke door zich donker kleurend plasma omgeven zijn. Tegelijkertijd is de nucleolus veel kleiner geworden, zooals uit zijne figuren blijkt. Het is mogelijk, dat hierdoor de sterke kleurbaarheid van het protoplasma wordt veroorzaakt. DENSMORE bespreekt nu de wijze, waarop uit dit kleinmazige plasma draden ontstaan. Hij zegt, dat op overlangsche doorsneden de wandjes tusschen reeksen van mazen verdwijnen. Op dwarsche doorsneden door de spoel neemt men in jonge stadiën donkere punten waar, die door lijnen tot een netwerk zijn verbonden. In latere stadiën verdwijnen ook in deze doorsneden de wanden der mazen. Men kan bovendien op overlangsche doorsneden opmerken, dat de draden gedurende dit proces

---

[1]) HIRAM D. DENSMORE. *The origin, structure and function of the polar caps in Smilacina amplexicaulis.* Univ. of Cal. Publ. in Botany. Vol. 3. No. 2, Dec. 1908.

dikker worden. Het komt mij voor, dat hieruit duidelijk blijkt, dat het geheele verschijnsel berust: eerst op een kleiner worden van vacuolen en daarna op het ineensmelten van deze zoowel in overlangsche richting, als rondom de kruispunten van het netwerk, dat men op dwarsche doorsneden in jonge stadiën waarneemt.

Dergelijke waarnemingen schijnen mij een krachtig argument voor mijne opvatting te zijn, dat kinoplasma door de werking van vacuolen, uit trophoplasma ontstaat.

SAMENVATTING DER RESULTATEN.

Spinacia oleracea vertoont bij de vegetatieve deelingen 12 chromosomen. Deze zijn in paren gerangschikt, zoowel in de prophasen, als ook in de kernplaten en naar alle waarschijnlijkheid ook in den rusttoestand. Bovendien vertoonen zij duidelijke verschillen in lengte, die gedurende de opeenvolgende deelingen gehandhaafd blijven en die zich in verschillende individuen op dezelfde wijze voordoen.

In normale kiemwortels nam ik dikwijls z.g. syndiploide cellen waar. Zij liggen somtijds alleen, somwijlen in reeksen te midden van de gewone diploide cellen en onderscheiden zich van deze terstond door hare meerdere grootte. Men treft er òf één groote kern, òf twee diploide kernen of ook meerdere kleine kernen in aan. In de kernplaten van de deelingen dezer syndiploide cellen zijn 24 chromosomen aanwezig. Zij liggen hier evenals in de normale kernplaten in paren; groepen van vier worden niet waargenomen.

De overlangsche splitsing der chromosomen heeft in de vroege prophase plaats, terwijl zij nog tegen den kernwand liggen. Daarbij treedt in elk chromosoom eene overlangsche reeks van vacuolen op, die door hare vergrooting ten slotte deze splitsing bewerken. Ten ge-

volge van de aanwezigheid dezer vacuolen vertoonen zoowel moeder- als dochter-chromosomen eene afwisseling van donkere en lichtere plekken. Dikwijls zijn daarbij hunne overlangsche helften spiraalsgewijze om elkander gewonden.

In de prophase der reductie-deeling worden de 12 chromosomen als achromatische of lininedraden zichtbaar, die van afstand tot afstand verdikkingen vertoonen, welke zich door de aanwezigheid van chromatine donker kleuren. Deze draden naderen paarsgewijze tot elkander, waarbij ten slotte de verdikkingen, die in de beide draden tegenover elkander geplaatst zijn, ineensmelten. Op deze wijze ontstaan banden, die ieder twee chromosomen vertegenwoordigen en twee vrije uiteinden hebben. Een doorloopend, enkelvoudig of dubbel spireem komt dus niet voor. In dit stadium neemt men dikwijls in sommige moedercellen eener anthere slechts een verward complex van dunne draden waar, maar dit moet wellicht aan eene schadelijke werking van het fixatiemiddel toegeschreven worden.

Nu begint de synaptische contractie. Alvorens het kluwen der synapsis geheel gevormd is, kunnen de paren van chromosomen zich minder of meer samentrekken, somtijds zelfs tot tamelijk gedrongen lichamen. In de verschillende moedercellen heerscht echter in dit opzicht een zekere graad van verscheidenheid.

Wanneer later het kluwen der synapsis zich begint te ontwikkelen, kan een chromosomenpaar het eerst met een der vrije uiteinden uit het kluwen te voorschijn komen, maar in den regel treedt een meer naar het midden gelegen gedeelte als lis naar buiten. Zulk een lis

bestaat dan uit twee naast elkander liggende chromosomen en is dus eigenlijk eene dubbele lis. Dit blijkt o. a. uit talrijke splijtingen. Meestal ziet men op deze wijze zes lissen ontstaan, daar dit het generatieve aantal is. Van elke lis maakt zich in den regel ten slotte een der uiteinden uit het kluwen vrij; op deze wijze openen de lissen zich. Het andere uiteinde blijft dan in het midden der kern in het kluwen. Daarna heeft eene gelijkmatige verdikking en verkorting der paren plaats, waarbij de vroegere lisvorm langen tijd als knik kenbaar kan blijven. Tot onmiddellijk vóór het stadium der diakinese kunnen de paren zóó in het midden der kern in stervorm blijven samenhangen. Maar dan wordt dit verband opgeheven en begeven zij zich naar den kernwand. Daarbij kunnen de beide chromosomen van een paar tot een O-vorm of tot een V-vorm uiteenwijken of zelfs elkander geheel loslaten. In de embryozak-moedercellen kunnen bij de diakinese ook tetraden optreden.

De heterotype en homoiotype deelingen verloopen daarna verder, zooals dit voor andere planten bekend is. Hare studie leidde mij echter tot het opstellen der hypothese, dat de trekdraden continu zijn, m.a.w. dat zij in den rusttoestand der kernen, hoewel onzichtbaar, aanwezig blijven. De phragmoplast, die na de eerste deeling tusschen de dochterkernen optreedt, ontstaat niet door eene splitsing der primair aanwezige verbindingsdraden, maar daardoor, dat het protoplasma zich opnieuw tot draden differentieert.

De kernmembraan is een tonoplast. Na eene deeling zwellen kleine vacuolen, die in het protoplasma tusschen en om de bij de polen der spoel

aangekomen chromosomen aanwezig zijn, op, en wel ten koste van het celvocht van andere vacuolen uit het protoplasma. Zij stuwen daarbij de aanvankelijk dicht opeengedrongen chromosomen uiteen, en omgeven hen ten slotte. Daarbij ondergaan de chromosomen zelven nog geen in het oog loopende veranderingen. Op deze wijze ontstaat de kernholte, die derhalve een complex van vacuolen is. Het zoogenaamde verdwijnen van de kernmembraan in de prophase eener deeling berust op het omgekeerde proces.

Ook in de chromosomen zelven zijn vacuolen aanwezig. Zij veroorzaken de vormveranderingen, die deze lichamen bij het intreden en bij het verlaten van den rusttoestand ondergaan. In het eerste geval zwellen zij op en brengen daardoor teweeg, dat het chromosoom in een netwerk verdeeld wordt. In de prophase eener deeling worden zij kleiner, ten gevolge waarvan het chromosoom een meer gedrongen gedaante aanneemt. De chromosoom-vacuolen ontleenen haar vocht voornamelijk aan de kern-vacuolen.

Eindelijk berusten ook de verandering van trophoplasma in kinoplasma en het ontstaan der spoel op het spel van vacuolen. Deze worden kleiner, overlangsche reeksen smelten tot buizen ineen en daarbij wordt het protoplasma tot draden gedifferentieerd.

NASCHRIFT.

Na het afdrukken van dit proefschrift verschenen twee verhandelingen, die op een der behandelde punten betrekking hebben. Beide knoopen aan de door ROSENBERG voor Drosera longifolia en door GATES voor Oenothera gigas geuite meening vast, dat het dubbele aantal chromosomen, dat in deze planten in vergelijking met hare naaste verwanten voorkomt, aan eene overlangsche splitsing toe te schrijven is. Deze meening heb ik getracht door nieuwe argumenten te steunen en zij wordt thans ook door TAHARA en STRASBURGER als juist erkend.

TAHARA [1]) telde bij vegetatieve deelingen in Crepis japonica 16 chromosomen, terwijl er volgens JUEL [2]) bij Cr. tectorum slechts 8 en volgens ROSENBERG [3]) bij Cr. virens zelfs slechts 6 voorkomen. Bij de reductie-deeling in de pollen-moedercellen van Cr. japonica beeldt TAHARA zeer duidelijk af, dat telkens twee paren van de kernplaat der eerste deeling aan elkander gelijk zijn. Dit valt gemakkelijk in het oog, omdat de paren

---

[1]) M. TAHARA. *Ueber die Zahl der Chromosomen von Crepis japonica* BENTH. The Botanical Magazine, Tokyo, Vol. XXIV, Febr. 1910.

[2]) O. JUEL. *Die Tetradenteilung bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen.* Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 1905.

[3]) O. ROSENBERG. l. c., Sv. Bot. Tidskr., Bd. 3, 1909.

in grootte en gedaante verschillen. Daaruit besluit Tahara, dat ook bij Cr. japonica in het vegetatieve leven vier gelijkwaardige stellen van chromosomen voorkomen, evenals bij de zooeven genoemde Drosera longifolia en Oenothera gigas. Het ten opzichte van soorten als Crepis tectorum verdubbelde aantal zou dus door eene overlangsche splitsing verklaard moeten worden.

Uit zijne figuren blijkt ook, dat de overeenkomst twee aan twee tusschen de paren der kernplaat vooral berust op de wijze, waarop de trekdraden aangehecht zijn. Bij twee der paren grijpen zij zeer duidelijk in het midden aan, bij twee andere aan het einde der chromosomen. Dit mag als een verder argument voor mijne hypothese van de continuiteit der trekdraden, m. a. w. voor het bestaan van een blijvend verband tusschen chromosomen en protoplasma, beschouwd worden.

Ten tweede verscheen zooeven eene verhandeling van Strasburger [1]) onder den titel „*Chromosomenzahl*", in welke hij eveneens tot het resultaat komt, dat eene verdubbeling van het aantal chromosomen door eene overlangsche splitsing mogelijk is, en dat daardoor tetraploide sporophyten kunnen ontstaan. Strasburger zegt daaromtrent: „Die Warscheinlichkeit spricht dafür, dass der Ort eines solchen Vorgangs das befruchtete, noch ungeteilte Ei ist." Voor Oenothera gigas heb ik echter getracht waarschijnlijk te maken, dat de verdubbeling reeds vóór de bevruchting in de kiemcellen moet zijn ingetreden.

---

[1]) E. Strasburger. *Chromosomenzahl.* Flora, Bd. 100, 1910, p. 2—50.

STELLINGEN.

I.

De Sympetalen zijn polyphyletisch ontstaan.

II.

De Gramineeën hebben een perigoon, dat uit twee kransen bestaat. De buitenste wordt door het bovenste kroonkafje, de binnenste door de lodiculae gevormd.

III.

De diktegroei van Palmen, Pandaneeën en andere Monocotylen is geen atavistisch verschijnsel.

IV.

Bij het enten van Solanum lycopersicum op S. nigrum kunnen door het dooreenmengen van de cellen van entloot en wildstam 6 zoogenaamde „Hyperchymären" ontstaan.

V.

Apogame soorten ontstaan als mutaties, waarbij de pangenen voor de reductie-deeling in meerdere of mindere mate in hunne werkzaamheid worden belemmerd.

VI.

De resultaten, die Johannsen met aether en Molisch met warm water bij het trekken van planten verkregen hebben, zijn eveneens door aanwending eener lage temperatuur te bereiken.

VII.

Een overgang van andere dan plastische stoffen van entloot op wildstam vindt niet plaats.

VIII.

De corneageencellen der Crustaceeën en de hoofdpigmentcellen der pterygote Insecten zijn homoloog.

IX.

De nieren van Amphioxus moeten niet als protonephridiën, maar als Coelomoducten beschouwd worden.

X.

De Enteropneusten kunnen als verwijderde verwanten der Chordaten worden aangezien.

XI.

Tusschen de tegenwoordige opvattingen over praeformatie en epigenesis bestaat geen essentieel verschil.

XII.

De kraterberg van Canyon Diablo in Arizona is niet van vulkanischen oorsprong en komt in zijne ontstaanswijze met de maankraters overeen.

XIII.

De diluviale ijstijd kan niet door eene poolverschuiving verklaard worden.

XIV.

Het voorkomen van venen in de tropen is een nieuw bewijs voor de meening, dat de steenkolen in tropische klimaten kunnen ontstaan zijn.

VERKLARING DER FIGUREN.

Alle figuren zijn ontleend aan Spinacia oleracea L. Alle teekeningen zijn met behulp van een teeken-apparaat van Zeiss vervaardigd. Waar dit noodig was, zijn ook de fijnste linine-draden, de plasmastructuur en de overige détails met behulp van dit prisma geteekend. Steeds werd wat hooger lag, donkerder en wat lager gelegen was, lichter aangegeven. Bij elke figuur wordt de vergrooting afzonderlijk vermeld.

PLAAT I.

Fig. 1—6 hebben betrekking op embryozak-moedercellen, Fig. 7—15 op pollen-moedercellen.

Fig. 1. Nucellus van een jongen zaadknop. Het binnenste integument is juist begonnen zich te ontwikkelen. De archespoor-cel heeft zich in eene wandcel en in de embryozak-moedercel gedeeld. In de laatste bevindt zich de kern in een praesynaptisch stadium. Men ziet den nucleolus en tevens zeer fijne parallele linine-draden, die op geringe afstanden door donkere chromatische knoopjes zijn verbonden. Vergr. 500.

Fig. 2 en 3. Kernen van embryozak-moedercellen, onmiddellijk na de synapsis In Fig. 2 komen uit het synapsis-kluwen twee lissen en een gestrekte draad te voorschijn; in Fig. 3 twee dikkere gestrekte draden en een tweetal kleine lissen. Vergr. 1500.

Fig. 4. Laat postsynaptisch stadium. Er zijn 6 paren van chromosomen Deze zijn gemerkt a a—e e en * *. Het eene uiteinde van elk paar is naar den omtrek van de kern gericht, het andere einde ligt meest ongeveer in het midden. Dit heeft ten gevolge, dat in het midden nog een overblijfsel van het kluwen aanwezig is.

a a Dit paar bestaat duidelijk uit twee componenten.

b b is aan het periphere einde gevorkt; hieruit blijkt zijn dubbelnatuur.

c c is onregelmatig van vorm.

e e laat duidelijk door splijtingen zijne dubbele natuur blijken. Dit paar is naar boven omgebogen.

d d en * * zijn aan het periphere einde niet alleen gevorkt, maar de beide vertakkingen zijn daar nog eens gesplitst. Vergr. 2250.

Fig. 5. Kern van eene embryozak-moedercel kort voor de diakinese. De paren zijn aanmerkelijk korter en dikker geworden en glijden uiteen. Het paar *a* vertoont nog in beide componenten eene aanduiding van eene lengtesplitsing. De nucleolus vertoont een samengestelden bouw. Vergr. 2250.

Fig. 6. Diakinese. Van één paar zijn de chromosomen gescheiden en door * aangeduid. Bij a eene „tetrade". Vergr. 2250.

Fig. 7—15. Pollen-moedercellen in praesynaptische stadiën, allen 2250 maal vergroot.

Fig. 7. Zeer vroeg praesynaptisch stadium. Men merkt fijne parallele linine-draden op, welke hier en daar door chromatische substantie verbonden zijn. Hier en daar ziet men echter ook gepaarde zich donker kleurende korrels op de parallele linine-draden.

Fig. 8 en 9. Iets latere stadiën. In beiden telt men 6 banden, blijkbaar elk bestaande uit twee parallele draden, waartusschen ophoopingen van chromatine liggen Op vele plaatsen zijn duidelijk splijtingen te zien. In Fig. 9 toont de band 1—1 vooral aan den rechterkant een duidelijk gevorkt einde. Er zijn een groote en een kleine nucleolus.

Fig. 10. Praesynaptisch stadium, waarin men verscheidene vrije uiteinden kan opmerken. Het is echter niet met zekerheid uit de figuur op te maken, dat er juist 12 vrije uiteinden zijn, zooals uit de aanwezigheid van 6 gepaarde chomosomen volgen zou. De draden zijn duidelijk dubbel, daar hun deelen op vele plaatsen uiteenwijken, bijv. bij *.

Fig. 11. Begin van de synaptische contractie. Een zestal hier en daar duidelijk gespleten banden zijn zichtbaar. Die, welke met 1 en 2 gemerkt zijn, zijn aan hun rechtsche einde gevorkt.

Fig. 12. De synaptische contractie is begonnen. Twee paren van chromosomen, met a en b gemerkt, komen goed uit en vertoonen bijzonder duidelijk hunne dubbelnatuur door gevorkte uiteinden en splijtingen.

Fig. 13. Deze kern toont de plaats, waar het synapsis-kluwen in den regel ontstaat, nl. tusschen kernwand en nucleolus.

Fig. 14 en 15. Het stadium der synapsis is bijna bereikt. Nog zijn hier en daar splijtingen in de draden waarneembaar, bijv. bij * in Fig. 14.



Theo. J. Stomps. del.

Uitgave M.J. Portielje. Amst.

Tresling & C° Lith. Amst.

PLAAT II.

Alle figuren hebben betrekking op pollen-moedercellen.

Fig. 1. Deel van eene dwarsche doorsnede eener anthere, waarvan de moedercellen zich in het synapsis-stadium bevinden. De wand- of „tapeten"-cellen laten elkander reeds los en toonen meest twee dicht tegen elkaar liggende kernen. Vergr. 750.

Fig. 2. Postsynaptisch stadium Het synapsis-kluwen hangt duidelijk met den nucleolus samen. Een dikke draad komt er uit te voorschijn en vertoont eene aanduiding van eene lengtesplitsing. Vergr. 1500.

Fig. 3. Een dergelijk stadium. Uit het synapsis-kluwen komen twee lissen en een gestrekte draad te voorschijn, welke laatste weer eene aanduiding van eene overlangsche splitsing vertoont. Vergr. 1500.

Fig. 4. Een iets verder gevorderd stadium. Een drietal lissen komen uit het synapsis-kluwen. Evenzoo twee gestrekte draden, die beiden eene aanduiding van eene lengtesplitsing vertoonen, terwijl de eene bovendien bij a geknikt is. Vergr. 1500.

Fig. 5. Eene lis en vier gestrekte draden komen uit het synapsis-kluwen te voorschijn. De twee draden links vertoonen eene buiging. Het bovenste paar heeft vrij duidelijk eene dubbelnatuur. Ook bij de overigen ziet men aanduidingen van lengte-splitsingen. Vergr. 2250.

Fig. 6. Een volgend stadium. Thans zijn 3 lissen en 3 gestrekte draden buiten het synapsis-kluwen gekomen. De laatsten toonen aanduidingen van lengte-splitsingen, de twee links hebben elk een knik. Vergr. 2250.

Fig. 7. Nog later stadium. Drie lissen met vrije uiteinden (1, 2 en 3) en drie nog gesloten lissen (4, 5 en 6). Vergr. 2250.

Fig. 8 en 9. Stadiën, nog iets verder gevorderd. Op één na zijn thans alle lissen geopend. De draden worden korter en dikker. Vergr. 2250.

Fig. 10. De gepaarde chromosomen worden steeds korter en dikker. Hier en daar zijn splijtingen zichtbaar. De beide uiteinden, die het meest naar links komen, zijn duidelijk dubbel. Het bovenste hiervan vertoont bij * een opvallenden knik. De 6 andere uiteinden der chromosomenparen liggen nog in het synapsis-kluwen, dat nu zeer in omvang afgenomen is. Vergr. 2250.

Fig. 11. Een later stadium kort vóór de diakinese. Meerdere der paren zijn in de lengte gespleten. Bij *a* en *b* ziet men duidelijk dubbele uiteinden. Een opvallende knik bij *. Vergr. 2250.

Fig. 12. Een dergelijk stadium. Bij *a* en *b* fraai gespleten uiteinden. De overige paren vertoonen eveneens in het midden eene overlangsche splitsing. Evenzoo de beide onderste, die door hunne V-vormige gedaante in het oog loopen. Vergr. 2250.

Fig. 13. Onmiddellijk vóór de diakinese. Men ziet, hoe de paren met hun ééne uiteinde in het midden zijn blijven samenhangen. Onderaan hebben een O-vormig en een V-vormig paar zich los gemaakt. De overige paren zijn eveneens volgens hun lengte gesplitst. Het bovenste heeft bij *a* een knik. Vergr. 2250.

Fig. 14. Diakinese. Vijf paren hebben een V-vorm, één (*a*) is een ring. Vergr. 2250.

Fig. 15. Diakinese. Vier paren hebben een V-vorm, één paar ligt achter den nucleolus. Het onderste paar toont twee dicht naast elkaar liggende korte chromosomen. Vergr. 2250.

Fig. 16. Diakinese. Links een ring. Het paar beneden den uncleolus en dat rechts boven hebben een V-vorm. Bij * ziet men een paar, waarvan de beide chromosomen elkander geheel hebben losgelaten. Verder twee kleine paren. Verg. 2250.

Fig. 17 en 18. Eveneens diakinese-stadiën. Bij * in Fig. 18 liggen twee paren loodrecht op elkaar. Vergr. 2250.

Plaat II.



Theo.J.Stomps, del. Uitgave M.J. Portielje. Amst. Tresling & C? Lith. Amst.

PLAAT III.

Fig. 1—23 hebben betrekking op het ontstaan van het pollen.

Fig. 1. Onmiddellijk na de diakinese. Men ziet, dat de paren der chromosomen nog hun V en O-vormen bewaard hebben. Tusschen de paren duidelijke vacuolen. Vergr. 2250.

Fig. 2. Kernplaat van de heterotype deeling Vergr. 2250.

Fig. 3. Twee chromosomen-paren uit eene dergelijke kernplaat overlangs gezien. Bij het van terzijde geziene paar grijpen de bundels der trekdraden ongeveer in het midden aan, waardoor de uiteengaande chromosomen eenigszins een V-vorm aannemen. Vergr. 2250.

Fig. 4 en 5 toonen elk een paar chromosomen, dat aan het meest naar de binnenzijde van de spoel gekeerde einde door de trekdraden wordt aangegrepen en uiteengetrokken. Vergr. 2250.

Fig. 6. De chromosomen op weg naar de polen. Aan den æquator zijn thans belangrijk minder in de lengte loopende draden waar te nemen, dan bij de polen. Niet onwaarschijnlijk is het, dat het meest linksche paar chromosomen, evenals in Fig. 3, in het midden is aangegrepen. Van eene lengtesplitsing der chromosomen is nog weinig te zien. Vergr. 1500.

Fig. 7. De chromosomen zijn bij de polen der spoel aangekomen. Zij vertoonen thans allen min of meer duidelijk, dat zij volgens de lengte gesplitst zijn. De beide met *a* gemerkte hebben een V-vorm en zijn waarschijnlijk in hun midden door de spoeldraden aangegrepen. Vergr 1500.

Fig. 8. Ontstaan der dochterkernen. Tusschen de chromosomenparen treden vacuolen op. Het paar bij * toont thans duidelijk, dat het eene dubbele V is. In het praeparaat lagen in het oog loopend veel extranucleaire nucleolen. Vergr. 2250.

Fig. 9 en 10. Dochterkernen van de heterotype deeling, in Fig. 9 van terzijde geteekend, zoodat men een deel van den phragmoplast ziet; in Fig. 10 van de pool gezien. In beide figuren zijn 6 paren waarneembaar. Vergr. 2250.

Fig 11 en 12. De kernmembraan verdwijnt. Men krijgt den indruk, dat tusschen de paren van chromosomen zich vacuolen bevinden. Deze paren toonen min of meer duidelijk hun dubbelnatuur. In Fig. 11 is de kern van de pool gezien. In Fig. 12 van de zijde. Vergr. 2250.

Fig. 13. Moedercel tijdens de homoiotype deeling. In het midden ligt een goed ontwikkelde phragmoplast. Daarboven eene kernplaat, omgeven door groote vacuolen. Er onder eene spoel, in de lengte gezien. Bij de laatste valt op, dat sommige chromosomen hun niet aan de trekdraden bevestigde einden het eerst uiteen laten gaan. Vergr. 1500.

Fig. 14. Kernplaat van de homoiotype deeling. Twee chromosomen schijnen een V-vorm te hebben. Misschien komt dit tenminste bij een van deze twee daardoor tot stand, dat de twee overlangsche helften, die in de figuur boven elkaar liggen, een weinig ten opzichte van elkander verschoven zijn. Tusschen de chromosomen is het veld donkerder tengevolge van de aanwezigheid der spoel. Aanduidingen van spoeldraden zijn in het midden waarneembaar. Vergr. 2250.

Fig. 15 en 16. Spoelen van de homoiotype deeling, in de lengte gezien. De chromosomen vertoonen twee overlangsche helften en zijn meest met het naar binnen gekeerde einde aan de trekdraden bevestigd. In Fig. 16 bij * een chromosoom, dat in het midden wordt aangegrepen. Vergr. 2250.

Fig. 17. Deze figuur toont, hoe ook hier de chromosomen zoowel aan hun einde, als in hun midden door de trekdraden kunnen worden aangegrepen. Vergr. 2250.

Fig. 18. Spoel van de tweede deeling. De chromosomen wijken naar de polen uiteen. Het hoogst liggende (in de figuur het donkerst geteekende) chromosoom is in zijn midden door de trekdraden aangegrepen. Dit is vooral in de onderste helft der figuur duidelijk. Tusschen de twee uiteengaande complexen van chromosomen zijn thans weer veel minder draden zichtbaar, dan dichter bij de polen. Het valt op, dat deze spoel, met dezelfde vergrooting (2250 ×) geteekend als de spoelen van Fig. 15 en 16, veel langer is dan deze, gerekend van pool tot pool.

Fig. 19. Einde van de tweede deeling. De chromosomen zijn bij de polen aangekomen. In het meest linksche groepje telt men er op het eerste gezicht 7. Dit wordt daardoor veroorzaakt, dat het chromosoom bij a een V-vorm heeft. De phragmoplast, die in Fig. 13 nog zichtbaar was, is thans geheel verdwenen. Vergr. 1500.

Fig. 20. Ontstaan van de dochterkernen der tweede deeling. Tusschen de chromosomen treden weer vacuolen op. Vergr. 2250.

Fig. 21 en 22. Verdere stadiën van dochterkernen. In Fig. 21 neemt men nog compacte ophoopingen van chromatine waar, in Fig. 22 zijn deze gestrekt, en treden er vacuolen in op. Vergr. 2250.

Fig. 23. Een der 4 cellen eener pollentetrade. De vacuolisatie der chromosomen is nog niet van beteekenis. Vergr. 2250.

Fig. 24. Rij van dubbelkernige cellen uit een wortel. Van onderen naar boven: 2 dicht tegen elkaar liggende kernen, eene dubbele spoel, twee met elkaar versmeltende kernen en eene veel grootere blijkbaar dubbele kern. Vergr. ± 500.



Theo. J. Stomps, del. Uitgave M.J. Portielje. Amst. Tresling & Cº Lith. Amst.

